АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 56

7

ИЮЛЬ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЛЕНИНГРАД 1971

27

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

Е. Г. Бобров, *П. А. Генкель*, *М. М. Голлербах*, *И. М. Жуковский*, *О. В. Заленский*, *Л. В. Кудряшев*, *Е. М. Лавренко* (главный редактор), *Д. В. Лебедев*, *Г. Г. Левин* (секретарь), *С. Ю. Липшиц*, *Б. Н. Норин* (зам. главного редактора), *В. М. Понятовская*, *Т. А. Работнов* (зам. главного редактора), *В. И. Разумов*, *Л. Е. Родин*, *В. П. Савич*, *С. Я. Соколов*, *В. Б. Сочава*, *В. В. Суворов*, *А. Л. Тахтаджян*, *Б. А. Тихомиров*, *А. И. Толмачев*, *И. В. Турбин*, *С. Н. Тюремнов*, *Ан. А. Федоров*, *М. С. Яковлев* (зам. главного редактора).

EDITORIAL BOARD

E. G. Bobrov, *An. A. Fedorov*, *P. A. Henckel*, *M. M. Hollerbach*, *L. V. Kudryashov*, *E. M. Lavrenko* (Editor-in-Chief), *D. V. Lebedev*, *H. G. Levin* (Secretary), *S. J. Lipschitz*, *B. N. Norin* (Associate Editor), *V. M. Poniatovskaja*, *T. A. Rabotnov* (Associate Editor), *V. I. Razumov*, *L. E. Rodin*, *V. P. Savicz*, *V. B. Soczava*, *S. Y. Sokolov*, *V. V. Suvorov*, *A. L. Takhtajan*, *B. A. Tikhomirov*, *S. N. Tiuremnov*, *A. I. Tolmatchev*, *N. V. Turbin*, *M. S. Yakovlev* (Associate Editor), *O. V. Zalensky*, *P. M. Zhukovsky*.

УДК 581.14 : 582.675.3

Р. П. Барыкина

ОСОБЕННОСТИ ПЕРВЫХ ЭТАПОВ ОНТОГЕНЕЗА *PODOPHYLLUM EMODI* WALL. И *P. PELTATUM* L.

С 1 рисунком и 5 таблицами рисунков

R. P. BARYKINA. CHARACTERISTIC FEATURES OF THE FIRST ONTOGENETIC STAGES IN *PODOPHYLLUM EMODI* WALL. AND *P. PELTATUM* L.

У двух видов *Podophyllum* отмечено своеобразие прорастания, связанное с геофилией. В структуре вегетативных органов проростков и ювенильных растений обнаружен ряд особенностей, общих с однодольными. Наблюдается параллелизм в строении семядольной трубки и колеоптиля некоторых злаков. Частично сросшиеся семядоли *Podophyllum* напоминают единственную гаусториальную семядолю однодольных. Для стебля и черешков листьев ювенильных растений характерно круговое расположение проводящих пучков. Узлы трехлакунные.

Одной из важнейших проблем современной филогенетической систематики остается сложная и дискуссионная проблема взаимоотношений двудольных и однодольных растений. В связи с вопросом их возможного филогенетического родства особый интерес представляют те наиболее примитивные таксоны покрытосеменных, в которых сочетаются признаки однодольных и двудольных растений. К числу таковых принадлежит привлекающий внимание многих систематиков и морфологов род *Podophyllum*. Это один из древнейших родов, возникший, вероятно, на заре эволюции покрытосеменных в третичное время, с разобщенным восточноазиатско-североамериканским ареалом; центр его видового разнообразия в настоящее время находится в Восточной Азии (Селиванова-Городкова, 1958). Наряду с некоторыми примитивными признаками в строении цветка, *Podophyllum* характеризуется чертами более специализированной структуры, свойственными и однодольным. Они присущи как его генеративным, так и, в особенности, вегетативным органам. Насколько велико сходство *Podophyllum* с однодольными, как рано в онтогенезе проявляются признаки, общие с ними, чем они обусловлены, эти вопросы остаются недостаточно четко освещенными, несмотря на большую литературу по исследованному роду. Дополнительные диагностические данные, видимо, помогут внести и некоторую ясность в систематическое положение рода *Podophyllum*.

Нами изучены закономерности развития морфологической и анатомической структуры вегетативных органов у двух видов *Podophyllum* — *P. emodi* Wall. и *P. peltatum* L., культивируемых на участке полезных растений ботанического сада Московского университета (Ленинские горы).

В настоящем сообщении приводятся результаты исследования самых первых этапов онтогенеза, от прорастания до перехода в ювенильную фазу развития.

В Москве *Podophyllum emodi* зацветает на несколько дней раньше, чем *P. peltatum*, обычно в мае. Зрелые семена имеют хорошо развитый эндосперм и небольшой (2—3 мм длины), полностью сформировавшийся зародыш. Клетки эндосперма с толстыми гемицеллюлозными оболочками,

которые растворяются и используются при прорастании. Запасные питательные вещества представлены каплями жира разных размеров и мелкими алейроновыми зернами. Зародыш осевой, в длину равный примерно $^1/_3$ эндосперма, прямой с двумя хорошо развитыми семядолями, превосходящими по длине осевую часть зародыша в 4.5—5 раз (табл. I, *А*). Семядоли конгенитально срослись между собой в основании с образованием трубчатого полого органа — цилиндрического влагалища, заключающего в себе почечку зародыша. Один из первых исследователей развития семядольного влагалища у *P. peltatum* Левис (Lewis, 1904) отмечал, что при первоначальном заложении зачатки семядолей имеют вид единого широкого кольцевидного образования, открытого с одной

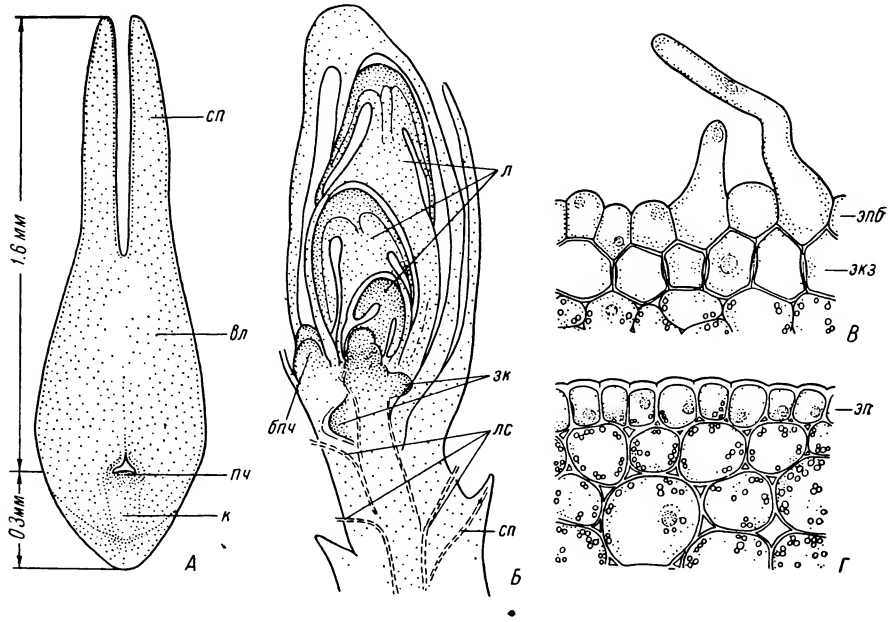


Таблица I

А — продольный разрез зародыша *Podophyllum emodi* в плоскости, перпендикулярной пластинкам семядолей: *сп* — семядольная пластинка, *вл* — семядольное влагалище, *пч* — почечка, *к* — зародышевый корешок; *Б* — терминальная почка вертикального укороченного 2-летнего побега *P. peltatum* (в сентябре): *сп* — семядольный пучок, *бпч* — боковая почка, *лс* — следы чешуевидных листьев, *зк* — зачатки придаточных корней, *л* — влагалищные листья; *В* и *Г* — изменение характера поверхностных тканей семядольной трубки от основания в направлении пластинок: *эпб* — эпиблема, *экз* — экзодерма, *эп* — эпидермис.

стороны, которое лишь позднее разделяется на 2 доли. Это позволило ему говорить о стадии временной однодольности зародыша. Однако данные Левиса в дальнейшем не были подтверждены.[1] Эмбриологические исследования Хакциус (Haccius, 1953) показали самостоятельное возникновение семядольных примордиев как двух противоположных лишь несколько односторонне сближенных выростов меристематической ткани, кольцеобразно окружающих стеблевой полюс зародыша и смыкающихся своими краями. Общее основание семядолей, интеркалярно удлиняясь, и образует семядольное влагалище.

Пластинки семядолей свободные, широкоэллиптические, плоские, листовидные. Очень короткий гипокотиль зародыша переходит в корешок, прикрытый корневым чехликом. Едва заметная почечка занимает центральное положение и представлена небольшой группой недифференцированных меристематических клеток. В пластинках семядолей выражена сеть пучков прокамбия. Из семядольной трубки она двумя тяжами непрерывно продолжается в осевую часть зародыша, образуя в корешке центральный стержень.

[1] Сводка работ о *Podophyllum* дана в статье Хакциус (Haccius, 1953).

Семена прорастают крайне медленно. Первые всходы появляются на 20—30-й день. Более высокой всхожестью (до 100%) обладают свежесобранные семена. Они хорошо прорастают в лабораторных условиях в цветочных горшках и чашках Петри при температуре 20—22°, без предварительной стратификации.

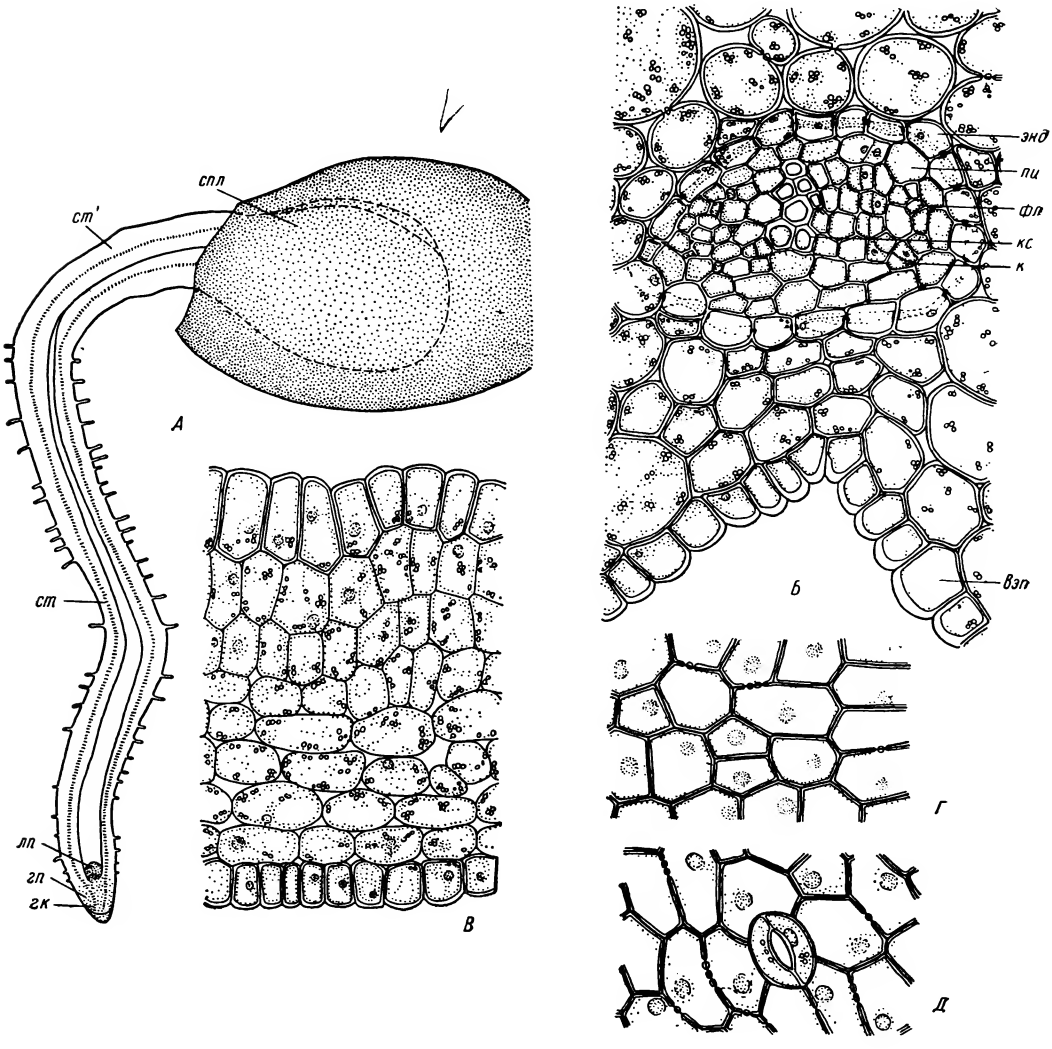


Таблица II

А — 28-дневный проросток *Podophyllum peltatum* с разрезанной вдоль семядольной трубкой: *спл* — семядольная пластинка, *ст'* — отрицательно геотропичная часть трубки, *ст* — отрезок трубки, несущий всасывающие волоски, *лп* — листовой примордий, *гп* — гипокотиль, *гк* — главный корень; *Б* — участок поперечного среза основания семядольной трубки с проводящим пучком: *энд* — эндодерма, *пц* — перицикл, *фл* — первичная флоэма, *кс* — первичная ксилема, *к* — камбий, *вэп* — внутренний эпидермис; *В* — поперечный срез через семядольную пластинку 3-месячного проростка *P. emodi*; *Г* — верхний эпидермис; *Д* — нижний эпидермис.

Последовательность развития органов зародыша у *Podophyllum* не совсем обычна. Прорастание начинается с быстрого удлинения семядольной трубки, одновременно разрастаются заключенные в семени пластинки семядолей. В наклюнувшемся семени зародышевый корешок остается коротким; вместе с недоразвившимися гипокотилем и почечкой он выносится из семени наружу, углубляясь в почву, вследствие интеркалярного роста семядольного влагалища. Последнее, обладая положительным геотропизмом, загибается косо вниз, пока корешок не займет строго вертикальное положение (табл. II, *А*; IV, *а'*).

Подобная последовательность прорастания — не новое явление для морфологии; она наблюдается как среди двудольных растений, принадлежащих к разным систематическим группам (Holm, 1899; Velenovsky, 1907; Янишевский, 1910; Haccius, 1952, 1953, и др.), так и среди однодольных (Troll, 1954). Но если, как правило, вслед за удлинением семядольной трубки начинается быстрый рост зародышевого корня, то у проростков *Podophyllum* развитие зародышевого корня задерживается в течение длительного времени (7—12 дней); в связи с этим функцию закрепления проростка в почве и снабжения его водными растворами берет на себя развивающаяся первой семядольная трубка. Своеобразие ее функции нашло отражение в морфолого-анатомической структуре этого листового по природе органа, который на большом протяжении имеет строение, типичное для поглощающей зоны корня. На поверхности нижней положительно геотропичной части семядольной трубки дифференцируется тонкостенный эпидермис, образующий, как и эпиблема корня, всасывающие волоски (табл. I, *В*). Глубже располагается 1-рядный слой плотносомкнутых клеток экзодермы, стенки которых в стадии функционирования всасывающих волосков несут утолщения, подобные пояскам Каспари (табл. I, *В*). Основная паренхимная ткань стенки влагалищной трубки, занимающая широкую зону между экзодермой и внутренним эпидермисом, пронизана 2 сосудистыми пучками, каждый из которых представляет собой как бы отдельную стель (табл. II, *Б*); последняя отграничена от паренхимы кольцом физиологически активной эндодермы с поясками Каспари (регулирующей перемещение растворов в горизонтальном направлении) и прилегающим к ней изнутри однослойным перициклом. Проводящий пучок имеет строение корневой стели с одним участком экзархной первичной ксилемы, непосредственно примыкающей к перициклу, и 2 радиальными тяжами флоэмы. У некоторых проростков отмечены образование в пучке камбия (табл. II, *Б*) и очень незначительная его деятельность.

Семядольная трубка, наделенная свойствами корня, имеется, правда, сравнительно редко, также у проростков некоторых других двудольных, преимущественно односемядольных (Velenovsky, 1907; Haccius, 1952). Развитие ее связано с геофилией и запоздалым ростом зародышевого корня.

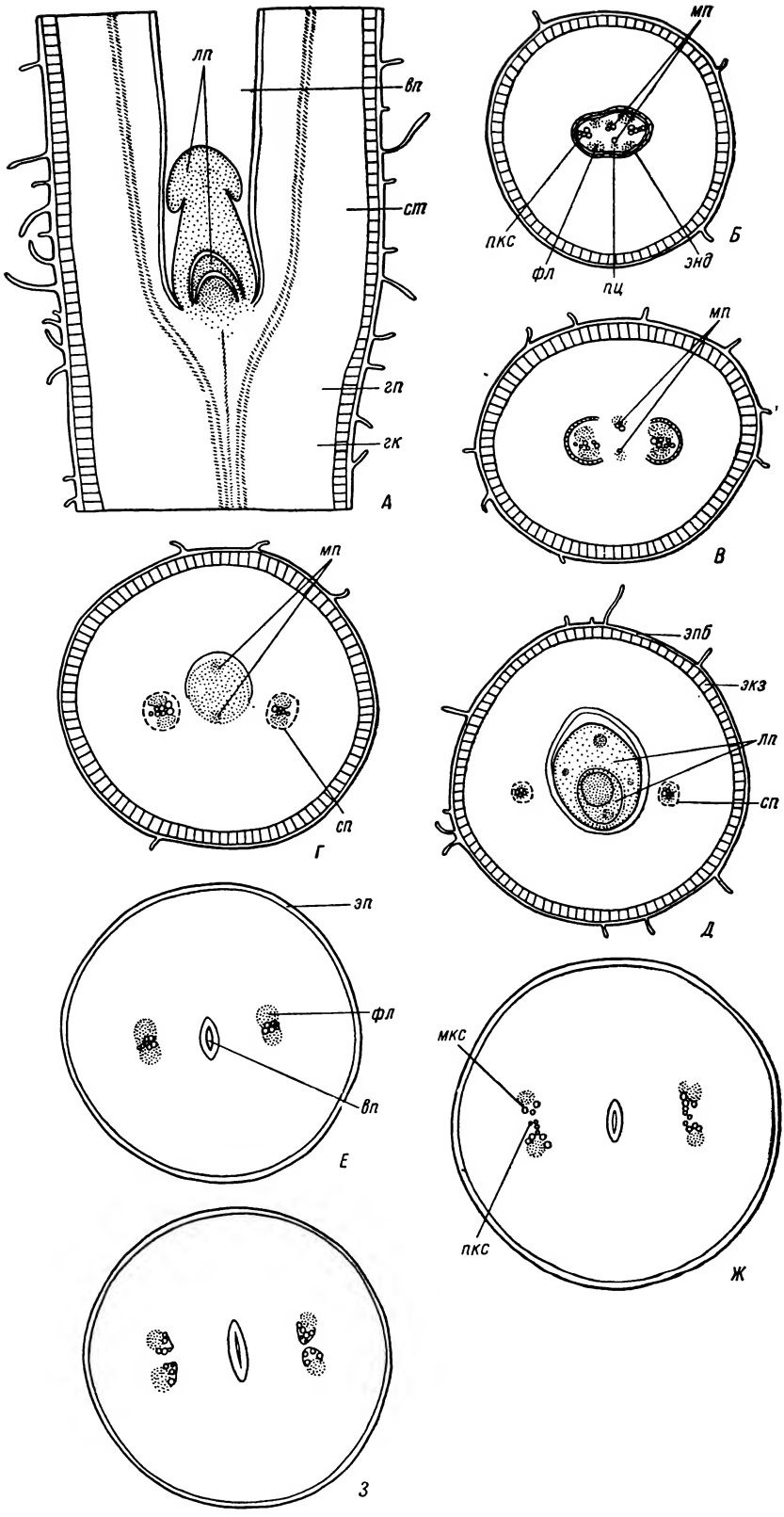
Выше зоны всасывающих волосков семядольная трубка утрачивает способность поглощать водные растворы. Изогнутая верхняя часть трубки, в противоположность нижней, обладает отрицательным геотропизмом и выполняет работу, обычно присущую гипокотилю. Удлиняясь и одновременно выпрямляясь, она выносит пластинки семядолей вместе с семенной кожурой на поверхность почвы. Участие сросшихся в трубчатое влагалище черешков семядолей в извлечении пластинок из покровов семени и выносе их над почвой известно также у зонтичных и лютиковых (Holm, 1899; Васильченко, 1936).

В соответствии с выполняемой функцией верхний отрезок семядольной трубки построен подобно гипокотилю (табл. III, *Е—Ж*). Эпиблема замещается эпидермисом, внешние стенки клеток которого испытывают заметное утолщение (табл. I, Г). Появляется кутикула. Среди покровных клеток дифференцируются устьица. Внутренняя полость резко сужается вплоть до полного ее исчезновения и смыкания противоположно лежащих клеток внутреннего эпидермиса (табл. III). Экзодерма, эндодерма и перицикл не выражены. В этой части семядольной трубки по направлению к основанию пластинок осуществляется постепенный пере-

---

Таблица III

А — продольный разрез через основание семядольной трубки, гипокотиль и базальную часть главного корня 2-месячного проростка *Podophyllum emodi* (схема); *Б—З* — серия поперечных срезов через гипокотиль (*Б,В*) и семядольную трубку по направлению к основанию семядолей (*Г—З*): *гк* — главный корень, *гп* —гипокотиль, *ст* — семядольная трубка, *вп* — внутренняя полость, *лп* — листовые примордии, *эпб* — эпиблема, *экз* — экзодерма, *энд* — эндодерма, *пц* — перицикл, *фл* — флоэма, *пкс* — протоксилема, *мкс* — метаксилема, *эп* — эпидермис, *сп* — семядольный пучок, *мп* — медианные пучки двух первых листовых зачатков.


лп
вп
ст
гп
гк
А
мп
пкс
фл
пц
энд
Б
мп
В
мп
сп
Г
эпб
экз
лп
сп
Д
эп
фл
вп
Е
мкс
пкс
Ж
З

ход от структуры пучка с радиальным чередованием тяжей первичной флоэмы и ксилемы к расположению проводящих тканей в виде коллатеральных пучков, т. е. смена корневой структуры проводящих путей семядольной. При этом в каждом из двух латеральных пучков семядольной трубки экзархная первичная ксилема первоначально сохраняет свое периферическое положение, метаксилема же отклоняется в обе стороны от протоксилемы, принимая вид двух расходящихся в тангентальном направлении тяжей. Выше по семядольной трубке, на определенном уровне, обнаруживаются 2 участка метаксилемы, придвинутые к флоэмным тяжам.

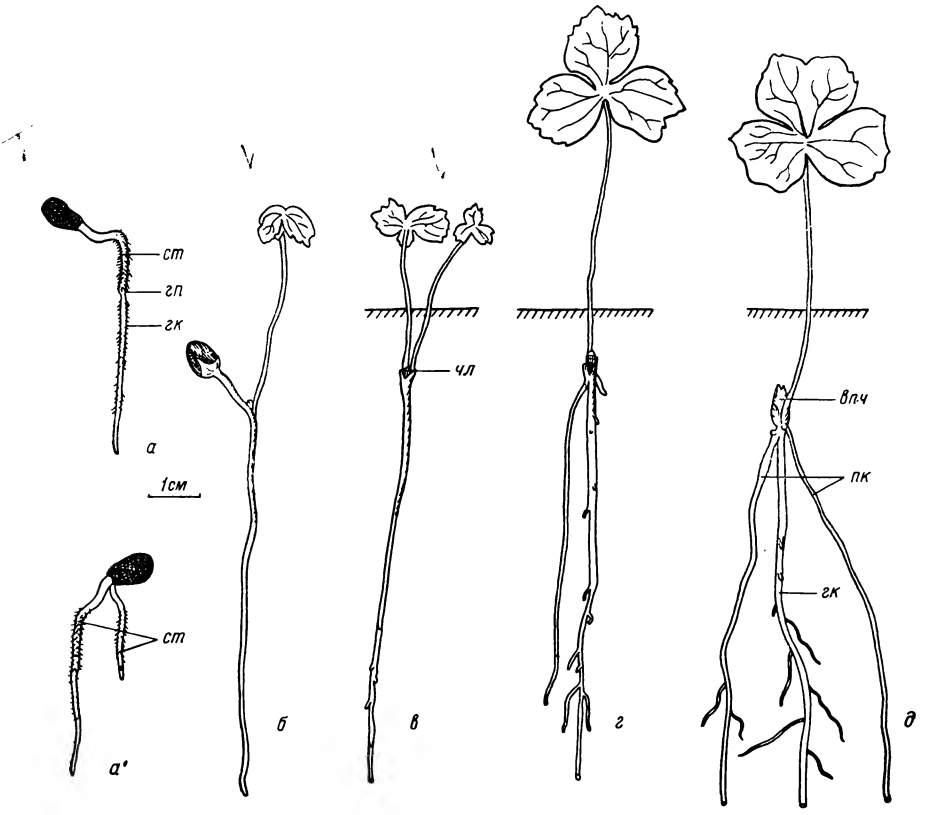


Таблица IV

Проростки и ювенильные 1—2-летние растения: *а* — 38-дневный проросток *Podophyllum peltatum*; *а'* — два проростка, развившиеся из одного семени; *б* — 3-месячное растение *P. emodi*; *в*, *г*, *д* — 2-летние сеянцы *P. peltatum* (*в*, *г* — конец мая, *д* — в сентябре); *ст* — семядольная трубка, *гп* — гипокотиль, *гк* — главный корень *чл* — чешуевидный лист, *пк* — придаточный корень, *впч* — верхушечная почка.

Протоксилема как бы оттесняется от периферии к центру и занимает все более глубокое положение, чем метаксилема (табл. III, *Ж*). Вблизи основания пластинки заканчивается поворот первичной ксилемы на 180° и тем самым осуществляется переход от экзархной ксилемы к эндархной. Образуются 2 сближенных коллатеральных сосудистых пучка, продолжающихся в пластинку. Перед вхождением в нее они в свою очередь ветвятся с образованием 3—4 лучисто расходящихся жилок.

После того как семядольная трубка достигнет длины 1.5—1.8 см, дальнейший рост ее замедляется и начинает интенсивно разрастаться зародышевый корешок (табл. IV, *а*). Развивающийся главный корень принимает на себя функцию водоснабжения проростка. Проводящая система корня и семядолей представляет собой единое целое. Прослеживая структуру проводящих путей от базальной части главного корня по направлению к основанию семядольного влагалища, можно видеть, что в области короткого гипокотиля (длиной в несколько микрон) первона-

чально округлая диархная стель несколько растягивается в плоскости семядолей; число ксилемных групп остается прежним, а каждый из двух флоэмных тяжей, характерных для корня, ветвится, в результате чего образуются 4 флоэмных тяжа, попарно сближенных с одним участком диархной ксилемы (табл. III, *Б*). Немного выше каждый из тяжей ксилемы в сопровождении 2 расположенных с обеих сторон его групп флоэмы обособляется в самостоятельный пучок, окруженный слоем перицикла и эндодермы (табл. III, *В*). Таким образом, вместо 1 диархной стели возникают 2 латеральных пучка, продолжающихся в семядольную трубку (табл. III, *Г, Д*).

Удлинение главного корня сопровождается дальнейшим развитием почечки. Под защитой семядольного влагалища начинает дифференцироваться верхушка побега: вычленяется конус нарастания, появляются первые листовые примордии (табл. III, *А*). Следы первых листовых зачатков развиваются тогда, когда первичная проводящая система семядолей, гипокотиля и базальной части корня проростка уже довольно хорошо дифференцирована. Как отмечает Эсау (1969), связь листовых следов с корнем осуществляется без изменения ориентации тканей. Листовые следы в гипокотиле чередуются с семядольными следами (табл. III, *Б*, *В*), а в корне продолжаются по обеим сторонам диархной ксилемы и «вдоль внутренних краев тяжей первичной флоэмы» (стр. 458).

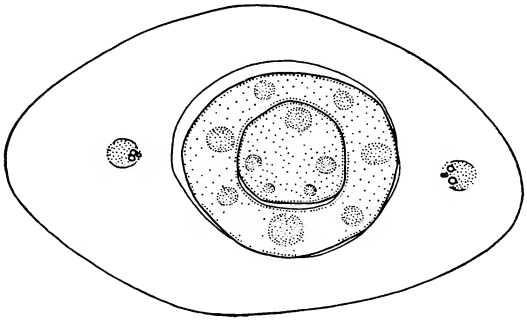
Пластинки семядолей, находясь в семени, выполняют гаусториальную функцию. Они разрастаются с поверхности и в толщину при одновременном растворении окружающей их питательной ткани. Жиры, белок, а также материал клеточных оболочек эндосперма под влиянием выделяемых прорастающим зародышем ферментов гидролизуются, и растворы питательных веществ перемещаются непосредственно в ткани развивающегося растения, накапливаясь в виде зерен запасного крахмала в паренхиме семядолей (в пластинках и трубке), а позднее и главного корня. Всасывающая функция семядолей сохраняется до полного растворения и исчезновения эндосперма. При этом они имеют листовую структуру с дорзивентральной симметрией (табл. II, *В*). Клетки эпидермиса с гладкими слабо утолщенными стенками (табл. II, *Г*). На поперечных срезах они имеют вид палисад, наиболее выраженных на морфологически верхней стороне. Среди клеток нижнего эпидермиса присутствуют в небольшом числе (36 на 1 мм^2) крупные, ранункулоидного типа устьица (табл. II, *Д*).

Основная ткань, заключенная между верхним и нижним эпидермисом, дифференцирована на столбчатую и губчатую паренхиму. Плотносомкнутые клетки столбчатой ткани приурочены к верхней стороне, где они образуют 2—3 слоя. Губчатая паренхима состоит из 4—5 рядов более крупных рыхло расположенных клеток округлой формы. Проводящая система представлена сетью мелких коллатеральных пучков с более развитой флоэмной частью.

Через 2.5—3 месяца эндосперм оказывается полностью исчерпанным, однако семядольные пластинки еще некоторое время продолжают пребывать под покровом семени. Обычно отмечают последующее освобождение семядолей от кожуры, их развертывание и позеленение (Holm, 1899; Lubbock, 1892; Haccuis, 1953; Смирнова, 1959). При этом, будучи первыми ассимилирующими органами растения, они достигают значительной величины. По данным Лаббока (Lubbock, 1892), зеленые пластинки семядолей проростков *P. emodi* имеют в длину 17, а в ширину 14.5 мм. Нам не удалось наблюдать ассимилирующих семядолей. Ни у *P. emodi*, ни у *P. peltatum* семядоли, как правило, не поднимались сколько-нибудь заметно над почвой и не сбрасывали семенной кожуры. Чаще они оставались подземными, а на поверхность пробивался уже первый лист почечки. Тем не менее при проращивании семян в чашках Петри у проростков отмечалось позеленение верхней части семядольной трубки и пластинок; это свидетельствует о вторичности подземного прорастания у *Podophyllum*, связанного, очевидно, с иными, менее благоприятными, чем на родине, условиями культуры.

Семядольная фаза длится около 3—4 месяцев. Проростки *P. peltatum* в таком состоянии часто пребывают в течение всего первого года жизни. Скрытая внутри семядольной трубки почечка образует к концу семядольной фазы сильно укороченный побег с 2—3 листовыми зачатками. При своем дальнейшем росте он прорывает семядольное влагалище сбоку и выходит наружу. У *P. emodi* первый лист срединной формации с длинным черешком и щитовидной трехраздельной пластинкой (табл. IV, *б*). У *P. peltatum* образованию зеленого листа предшествует, как правило, развитие одного или нескольких низовых влагалищных листьев с недоразвившейся пластинкой. Они, как и ассимилирующие листья в числе 1—2, развиваются здесь обычно лишь на втором году жизни (табл. IV, *в, г*).

Особенностью проростков подофилла является двурядно-очередное расположение листьев почечки в плоскости, перпендикулярной к плоскости семядолей, сросшихся основаниями в полую трубку, а также наличие у листьев хорошо развитых влагалищ, что характерно и для некоторых однодольных. Сравнительноанатомическое исследование основания семядольного влагалища (на уровне почечки с листовыми зачатками) у подофилла и колеоптиля у пшеницы показало существование определенного сходства между ними (табл. III, *Д;* рисунок). И влагалище, и колеоптиль имеют по 2 проводящих пучка (независимо от принадлежности их к одной или двум семядолям), а не характерное для первых настоящих листьев нечетное число пучков (3—5—7). Формирование проводящей системы листьев почечки, с одной стороны, семядольного влагалища и колеоптиля, с другой, происходит во взаимно перпендикулярных плоскостях. Эти данные соответствуют взгляду на морфологическую природу колеоптиля, как части семядоли, специализированной в связи с функцией защиты почечки (Имс, 1964).



Поперечный срез через основание колеоптиля *Triticum* sp.

Листовые влагалища замкнутые, 1—1.5 см длиной, с 3 сосудистыми пучками (табл. V, *А*) и более тонкой на адаксиальной стороне стенкой, через которую пробиваются последующие листья почечки. Внутренняя полость влагалища в направлении черешка постепенно сходит на нет. Длинный цилиндрический черешок, как и стенка влагалища, имеет под толстостенным эпидермисом узкий слой клеток колленхимы. Основная паренхимная ткань сильно разрыхлена. Число проводящих пучков вдоль черешка увеличивается (табл. V, *Б*, *В*) и в пластинку одновременно направляется 6—7 лучисто расходящихся жилок, из которых 3—4 более крупные. Лучистое жилкование, по-видимому, представляет собой разновидность параллельного жилкования. Пучки в черешке располагаются в 1 круг, коллатеральные, более крупные из них со слабой камбиальной деятельностью. К проводящим элементам флоэмы снаружи полукольцом примыкают крупные группы толстостенных волокон. Со стороны ксилемы выделяются мелкие живые клетки с равномерно утолщенными оболочками. Пучки снабжены крахмалоносной паренхимной обкладкой.

Листовая пластинка (табл. V, *Г—Е*) имеет дорзивентральное строение. Эпидермис крупноклетный, с извилистыми стенками. Устьица аномоцитные, развиваются исключительно на нижней стороне. Среднее число их на 1 мм^2 — 40. Мезофилл 5-слойный, из них 1—2 верхних слоя представлены длинелопастными клетками. Губчатая паренхима с крупными межклетниками. Жилкование лучисто-сетчатое. Средняя протяженность жилок — 280 мм на 1 см^2 поверхности листа. Крупные жилки с узкой

камбиальной зоной, флоэма в них армирована колленхимой, среди клеток которой вкраплены единичные склеренхимные волокна. Хорошо выражена вокруг пучков паренхимная обкладка. Жилки еще не выдаются на поверхности листа.

Сильно укороченный побег 1—2-летнего растения, окруженный основаниями листьев, принимает характер вертикального корневища. Прово-

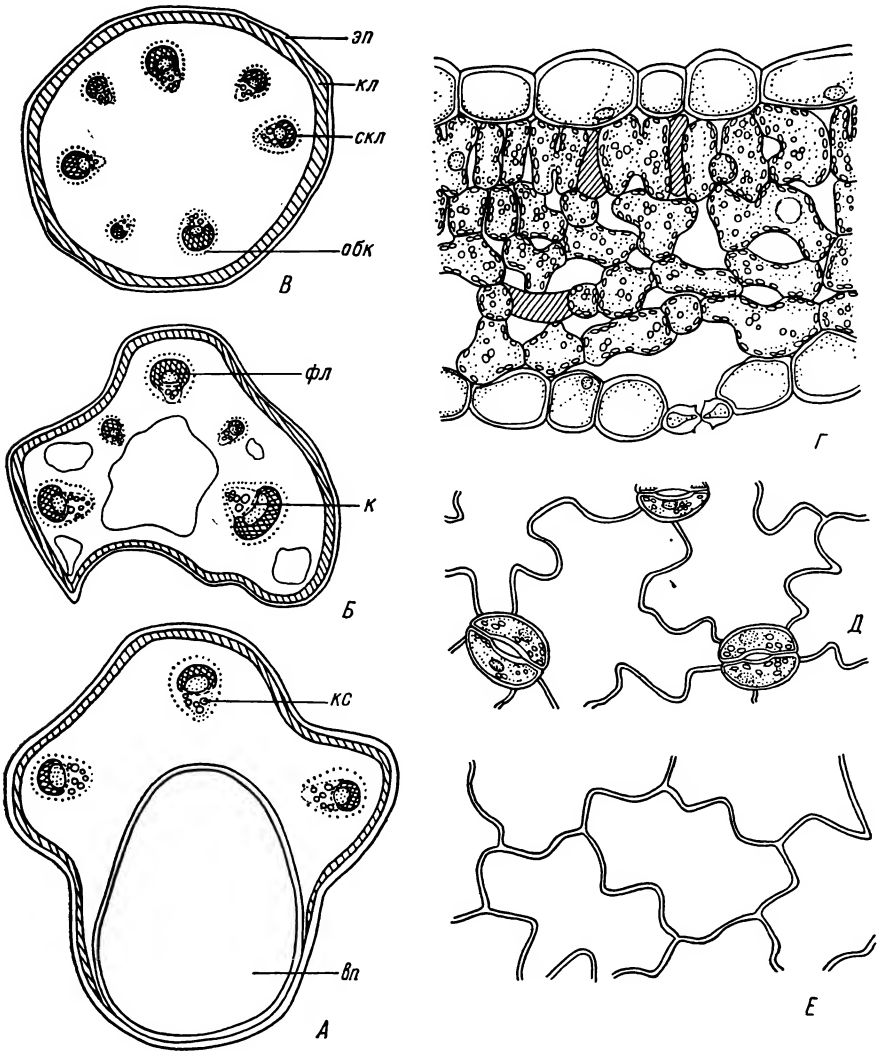


Таблица V

Поперечные срезы через влагалище (*А*) и черешок (*Б*, *В*) первого ассимилирующего листа 2-летнего сеянца *Podophyllum peltatum*; *Г* — поперечный срез листовой пластинки проростка *P. emodi*; *Д* — нижний эпидермис с устьицами; *Е* — клетки верхнего эпидермиса; *эп* — эпидермис, *кл* — колленхима, *скл* — склеренхима, *обк* — крахмалоносная обкладка, *фл* — флоэма, *к* — камбий, *кс* — ксилема, *вп* — внутренняя полость.

дящая система составлена листовыми следами. Листовый след трехпучковый. Узлы трехлакунные. Пучки расположены в 1 круг. Первичная кора и сердцевина состоят из паренхимных клеток почти одинаковой величины. От каждого узла отходят 1—2 зачатка стеблевых корней. По мере развертывания листьев в их пазухах формируются боковые почки. К концу вегетации заметно увеличивается терминальная почка главного побега (табл. IV, *д*), заключающая в себе несколько листовых зачатков следующего года (табл. I, *Б*).

Уже на первых этапах развития почечки по мере образования первых листовых примордиев наблюдается слабое ветвление главного корня,

которое несколько усиливается с развертыванием листьев. С ростом почечки отмечается вторичный рост в базальной части главного корня. Но прирост вторичных тканей весьма незначительный, корень в целом сохраняет первичное строение. У *P. emodi* уже у проростка, а у *P. peltatum*, начиная со второго года, появляются придаточные корни, отходящие от узлов укороченного побега. Последние в отличие от главного корня, имеющего, как правило, диархную стель, характеризуются наличием 3—4—5-лучевой первичной ксилемы. В центре придаточных корней, как и в базальной части главного корня, выделяются клетки с утолщенной оболочкой, ошибочно принимаемые за паренхиму. В действительности они прозенхимной формы, такой же длины, как и членики сосудов. На корнях 1—2-летних растений корневые волоски отсутствуют, внешние стенки клеток эпидермиса обнаруживают значительное утолщение, наружный слой коры, примыкающий к экзодерме, приобретает вид колленхиматозной ткани. На первом году жизни устанавливается симбиоз растения с грибом.

Заключение

Конгенитальное срастание оснований двух семядолей в полый трубчатый орган можно рассматривать как важное биологическое приспособление многолетних травянистых растений *Podophyllum emodi* и *P. peltatum* к геофильному образу жизни.

Семядольная трубка (влагалище) играет существенную и разнообразную роль на самых ранних этапах онтогенеза. Ее энергичным интеркалярным разрастанием начинается развитие проростка. Крайне короткий гипокотиль в прорастании не участвует. Зародышевый корень задерживается в развитии, заметный рост его отмечается лишь спустя значительный промежуток времени после начала прорастания.

Положительно геотропичная нижняя часть семядольной трубки погружает заключенную внутри нее почечку в глубь почвы и одновременно выполняет функцию всасывающего корня. Отрицательно геотропичный верхний отрезок ее, разрастаясь, выносит семядоли на поверхность. Таким образом, длинная семядольная трубка проростка в верхней части наделена свойствами гипокотиля, а в нижней корня. Это находит отражение в ее необычном (для листового органа) анатомическом строении. Налицо единство формы и функции. Вдоль семядольной трубки прослеживается изменение в поверхностном слое: эпиблема с всасывающими волосками сменяется клетками толстостенного эпидермиса с отчетливо выраженной кутикулой и устьицами. Посредством семядольной трубки осуществляется непрерывная связь между первичной проводящей системой корня и следами первичных листовых органов (пластинок семядолей). В пределах ее наблюдается переход от разветвленной диархной корневой стели к листовому коллатеральному типу проводящих пучков с эндархной первичной ксилемой. Следовательно, особенности формирования проводящей системы не всегда могут служить надежным критерием морфологической природы вегетативного органа, в частности, если ему приходится осуществлять не совсем обычные для него функции.

Хорошо развитая паренхимная ткань трубки является местом временного отложения питательных веществ, поглощенных из эндосперма.

Под защитой замкнутого семядольного влагалища начинается дифференциация верхушки главного побега проростка.

Пластинки семядолей в начале прорастания функционируют как гаустории и остаются в семени до полного использования эндосперма; при этом они сохраняют листовую структуру с небольшими изменениями, касающимися в основном формы эпидермальных клеток, которые удлиняются в направлении, перпендикулярном поверхности органа, принимая вид палисад. В дальнейшем семядоли выносятся над почвой или остаются подземными.

Итак, семядоли подофилла представляют собой сложный орган, который в процессе специализации подвергся значительному изменению в связи с приспособлением к выполнению различных функций.

Семядольная фаза весьма продолжительна. У *P. emodi* в год прорастания на поверхность пробивается первый ассимилирующий лист, а у *P. peltatum* листья почечки развертываются обычно лишь на втором году. При формировании главного побега наблюдается недоразвитие эпикотиля и последующих междоузлий. Ведя подземный образ жизни, моноподиально нарастающий главный побег приобретает вид укороченного вертикального корневища; узлы его трехлакунные, пучки расположены в 1 круг.

Для ювенильных растений характерно раннее развитие придаточных стеблевых корней. Корни сохраняют первичное строение; камбиальная деятельность в них весьма незначительна. К концу первого года вегетации выявляются признаки микотрофности.

В структуре вегетативных органов проростков и ювенильных растений подофилла обнаруживается ряд особенностей, постоянно встречающихся у однодольных: влагалищные листья, большое число сосудисто-волокнистых пучков, одновременно входящих в основание листовых пластинок, раннее формирование мочковатой придаточной корневой системы. Частично сросшиеся 2 семядоли подофилла с всасывающими пластинками и длинной семядольной трубкой, в нижней влагалищной части которой заключена почечка, напоминают единственную семядолю тех видов однодольных, которым присущи семена с обильным эндоспермом и постоянным гаусториальным органом.

ЛИТЕРАТУРА

Васильченко И. Т. (1936). О значении морфологии прорастания семян для систематики растений и истории их происхождения. Тр. БИН АН СССР, сер. 1,3. — Имс А. (1964). Морфология цветковых растений. — Селиванова-Городкова Е. А. (1958). К познанию *Podophyllum peltatum* L. Тр. БИН АН СССР, сер. VI, 6. — Смирнова Е. С. (1959). К познанию рода *Podophyllum* L. в связи с проблемой родства однодольных и двудольных растений. Докл. ТСХА, 46. — Эсау К. (1969). Анатомия растений. — Яншевский Д. (1910). О проростках *Rheum leucorhizum* Pall. и *Rheum undulatum* L. Тр. Общ. естествоисп. при Казанск. унив., 42, 4. — Ellis S. a. K. R. Fell. (1962, 1963). The morphology and anatomy of the leaf of *Podophyllum hexandrum* Royle. Journ. Pharmacy a. Pharmacology. XIV, 9 (1962); XV, 4 (1963). — Haccius B. (1952). Verbreitung und Ausbildung der Einkeimblättrigkeit bei den Umbelliferen. Österr. Bot. Zeitschr., 99, 4. — Haccius B. (1953). Histogenetische Untersuchungen an Wurzelhaube und Kotyledonarscheide geophiler Keimpflanzen (*Podophyllum* und *Eranthis*). Planta, 41, 5. — Holm Th. (1899). *Podophyllum peltatum*, a morphological study. Bot. Gaz., 27, 6. — Lewis Ch. E. (1904). Studies on some anomalous dicotyledonous plants. Bot. Gaz., 37, 2. — Lubbock J. (1892). A contribution to our knowledge of seedlings. 1. — Troll W. (1954). Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie. 1. — Velenovsky J. (1907). Vergleichende Morphologie der Pflanzen, 2.

Московский государственный университет. (Получено 28 VIII 1970).

SUMMARY

Perennial herbaceous geophytes *Podophyllum emodi* and *P. peltatum* are characterized by a peculiar type of germination. It begins with an intense elongation of the cotyledonal tube formed by the concrescent margins of the two cotyledons as early as during the embryonic stage. As an organ of foliar nature, the cotyledonal tube accomplishes certain functions not quite usual for it and determining the characteristic features of its anatomical structure. In its upper part the tube has the structure of a hypocotyl, having the structure of a root in its lower part. A number of characters common with monocotyledons can be traced distinctly in the morphologo-anatomical structure of the vegetative organs of plantules and juvenile *Podophyllum* plants.

УДК 581.4 : 576.1 : 582.542 : 582.542

А. П. Хохряков

СРАВНИТЕЛЬНО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ЗЛАКОВ И ПАЛЬМ

A. P. KHOKHRIAKOV. COMPARATIVE-MORPHOLOGICAL ANALYSIS OF GRASSES AND PALMS

В статье показывается большое сходство между пальмами и злаками в строении всех органов. Пальмы обладают более древними чертами строения, и большинство из них — растения деревянистые. Из этого делается вывод о происхождении злаков от пальм через бамбуки.

Нет, пожалуй, ни одного такого своеобразного семейства семенных растений, как злаки. Большинство деталей их строения не имеет аналогов среди других групп цветковых, и морфологическая природа их вызывает бесконечные споры; это семя и зародыш, цветок и соцветие, проросток и лист. Разногласия между исследователями объясняются тем, что родственные отношения злаков с другими однодольными совершенно неясны. Обычно их ставят рядом с *Cyperales*, *Commelinales* или *Juncales* (*Centrolepidaceae*, *Restionaceae*) и выводят в конечном итоге из лилейноподобных предков. Но именно в этом и кроется, может быть, основная причина того, что морфологическая природа многих органов злаков остается неясной. Между тем есть семейство, с которым злаки имеют гораздо больше общего, чем со всеми вышеназванными. Это семейство — пальмы.

Уже давно (Krause, 1866; Engler, 1889; Веттштейн, 1912) было замечено большое сходство между пальмами и злаками по форме стеблей (у многих пальм стебли членистые, как и у бамбуков) и проростков. Кэмпбел (Campbel, 1940) обратил внимание на то, что плод у многих бамбуков и некоторых других злаков, как например у *Sporobolus*, — типичная костянка. Шадефо и Амберже (Chadefaud et Emberger, 1960) указали также на весьма сходные черты у пальм и злаков в организации соцветия и цветков.

Начнем наш сравнительно-морфологический анализ злаков и пальм с зародыша и проростка. Уже Веттштейн (1912) заметил, что гаустории у многих пальм после прорастания семени сильно расширяются и принимают форму щитка, сходного с семядолей (щитком) злаков. Первое листовое образование у пальм, следующее за семядолей, как и колеоптиле у злаков, имеет чешуевидную форму и выполняет ту же функцию — защиту молодого проростка. Первый чешуевидный лист у проростков пальм расположен обычно латерально, иногда — на медиане, на стороне, противоположной связнику, или, реже, на той же стороне, что и семядоля. Такое расположение колеоптиля у пальм мне пришлось наблюдать у некоторых проростков *Phoenix dactylifera* L.

Имеют зародыши пальм и образование, подобное колеоризе; некоторые авторы (Drude, 1889; Gotin, 1904, 1906) называют его «влагалищем корешка».

Проростки пальм чрезвычайно разнообразны. Но еще более 100 лет назад Марциус (Martius, 1823—1850) выделил у них три главных типа:

1) трубчатый, с длинными связником и влагалищем; 2) трубчато-язычковый, с короткими связником и влагалищем с язычком; 3) язычковый, чрезвычайно напоминающий проростки злаков, так как он включает проростки, лишенные связника. Семядоля у проростка этого типа состоит лишь из щитка и очень короткого влагалища, а на стороне, противоположной щитку, развивается небольшой выступ, называемый язычком. Его вполне можно гомологизировать с эпибластом семядоли или зародыша злаков. Таким образом, вся разница в строении зародыша и проростков пальм (с язычковым типом проростка) и злаков сводится к следующему: у пальм влагалище семядоли еще хорошо развито (хотя и несет следы редукции по сравнению с проростками пальм других типов, обладающих гораздо более длинными влагалищем и связником); в то же время у злаков влагалище семядоли почти полностью редуцировано. О его существовании напоминает в сущности лишь остаток язычка, эпибласт.

Исходя из вышесказанного, надо признать, что наиболее удачная гомологизация частей зародыша и проростка злаков была проведена И. Г. Серебряковым (1952). А именно: щиток — это гаусториальная часть семядоли, эпибласт — вырост ее влагалищной части, колеоптиле — первый лист. Трудности объяснения положения колеоптиля у злаков при этом должны быть отнесены к проросткам пальм, у которых его положение значительно варьирует.

Таким образом, зародыш и проросток злаков сходны и во всех своих частях гомологичны зародышу и проростку пальм. Однако строение плода в обоих семействах имеет мало общего, хотя сходство между ними в этом отношении больше, чем с каким-либо другим семейством.

Зерновка злаков имеет обычно вытянутую овальную форму с медианной бороздкой. Примерно такую же форму имеет эндокарп финиковых пальм.

Очень своеобразно у злаков положение зародыша по отношению к эндосперму, к которому он прилегает одной стороной, латерально. У пальм зародыш линейный. Но Мартин (Martin, 1946), который отнес его к этому типу, указал, что он не является типичным линейным, а имеет много общего с рудиментарным и широким типами, исходными для всех типов зародышей пальм и ближайшими к латеральному типу. Зародыш пальм занимает небольшую часть семени, располагаясь как бы на самом краю, под объемистым эндоспермом. *Cyperales* же и *Enantioblastae*, часто сближаемые со злаками, имеют головчатый тип зародыша, гораздо более далекий от латерального типа злаков. Кроме того, *Cyperales* сильно отличаются от злаков и кариологически, как это следует из сводки Дарлингтона (Darlington a. Wylie, 1955).

Плоды у многих пальм — костянки, с сочным и толстым экзокарпом. У злаков же, по крайней мере у подавляющего их числа, экзокарп и эндокарп очень тонкие и покрывают семя в виде сухих пленок. Однако и среди злаков есть несколько родов с плодами типа костянок с толстым сочным околоплодником. В основном это бамбуки подтриб *Dendrocalaminae* и *Melacanninae*. У *Melacanna bambusoides* Trin. костянки достигают 7—12 см в длину и употребляются в пищу (Рожевиц, 1937; Петрова и Яковлев, 1968). Своими размерами они превосходят плоды многих видов пальм.

Большое сходство между злаками и пальмами обнаруживается и по строению гинецея. Уже Энглер (Engler, 1889) считал гинецей злаков апокарпным, в связи с чем он ставил это семейство в начале системы однодольных, почти рядом с пальмами. В последнее время апокарпия злаков доказывается рядом точных исследований (Смирнов, 1953; Каден, 1958, 1959; Сурков, 1961). Это указывает на их родство с пальмами, так как апокарпный гинецей, кроме этих двух групп, среди однодольных имеется лишь у болотниковых *Helobiae*. Но по всем другим признакам, в особенности по строению семени и зародыша, болотниковые имеют со злаками еще меньше общего, чем осоки и даже лилейные.

Если у примитивных болотниковых (*Butomaceae*, *Hydrocharitaceae*) семезачатков в завязи много и плацентация ламинальная, диффузная, то у пальм и злаков в завязи всего один семезачаток, прикрепляющийся ко шву против медианной жилки плодолистика, а семезачатки базальные, анатропные (Рожевиц, 1937; Eames, 1961). Гинецей у пальм состоит из трех плодолистиков, но часто развивается лишь одно семя.

Тычинок у большинства злаков — три, у пальм — шесть. Но у большинства бамбуков, многих представителей трибы *Oryzeae* и *Streptochaeta*, т. е. у наиболее примитивных групп злаков, их так же шесть (Hutchinson, 1960; Петрова, 1965, 1970). Впрочем, число тычинок и их форма мало что могут сказать о родстве злаков, так как они являются обычными и среди других однодольных. Это же касается и околоцветника, подвергнувшегося редукции у многих групп однодольных. Следует лишь отметить, что у пальм внешний круг околоцветника развит гораздо меньше, чем внутренний; у злаков же сохранилось большей частью два, у многих *Bambusoideae*, *Pharideae* и ковылей — три и именно внутренних листочка околоцветника, называемых у злаков лодикулами. У *Streptochaeta* же их полный набор — шесть.

Что касается верхней цветковой чешуи злаков, принимаемой обычно за два сросшихся листочка околоцветника наружного круга, то она, как указал П. А. Смирнов (1953), представляет собой не что иное, как предлист. Для доказательства этого положения он исходил из гомологий внутри семейства злаков. Но особенно ярко предлистовая природа верхней цветковой чешуи выступает при сравнении злаков с некоторыми пальмами. Так, у большинства пальм трибы *Lepidocaryoideae* соцветие представляет собой разветвленную метелку; на каждой ее веточке двурядно, как и в колоске злаков, расположены верховые листья — кроющие листья сидящих в их пазухах цветков — гомологи нижних цветковых чешуй злаков. Каждый цветок охватывается еще одним листочком, расположенным со стороны оси и имеющим два четко выраженных киля, т. е. предлистом.

Колосковые и нижние цветковые чешуи злаков, по моему мнению, представляют собой влагалищные части срединных листьев. Такая гомологизация вытекает из того, что у многих бамбуков можно проследить, как в области соцветия нормальные листья постепенно утрачивают пластинку и от них остается лишь влагалище. У *Pseudosasa japonica* Munro (цветение которого мне неоднократно приходилось наблюдать в последние годы на Черноморском побережье Кавказа от Сухуми до Батуми) в нижней части колосков колосковые чешуи имеют небольшую, но хорошо развитую пластинку. По направлению к верхушке колоска пластинка быстро уменьшается и исчезает.

Таким образом, гомологизация нижних цветковых чешуй со сросшимися прилистниками, предложенная Глюком (Glück, 1919), совершенно неприемлема. Все однодольные вообще лишены прилистников, а там, где имеются сходные с ними образования, например у *Potamogetonaceae* и *Smilacaceae*, они возникли путем расщепления влагалища.

Листья злаков и пальм с первого взгляда не имеют ничего общего, во всяком случае гораздо меньше, чем с листьями ряда других семейств. Однако на самом деле у них есть и сходство — наличие язычка. У злаков это тонкая прозрачная пленка, зеленая лишь у некоторых видов. Морфологическая природа язычка у злаков, как и их зародыша, плода и цветка, до сих пор вызывает споры.

У вееролистных пальм язычок — это верхняя часть черешка, чрезвычайно укороченный рахис, от которого отходят доли веерного листа (Eames, 1961). Поэтому, вероятно, что язычок злаков представляет собой рудимент рахиса. Тогда их влагалище гомологично не только основанию, а главным образом черешку листа пальм. Примечательно, что у большинства пальм черешок играет роль влагалища. Он имеет форму желобка, в котором находится пластинка следующего более молодого листа, вплоть до ее развертывания (Сааков, 1954).

Пластинка листа пальм настолько своеобразна, что вывести из нее линейную пластинку листа злаков кажется невозможным. Пальмы вообще имеют наиболее крупные листья среди всех существующих ныне растений. Их листья перисто- или пальчато-рассеченные. Рассеченность листа у пальм возникает довольно сложным и своеобразным путем (Eames, 1953), что свидетельствует о вторичности у них этого явления. Однако первые зеленые листья проростков у почти всех видов пальм имеют простую, линейную или широкоовальную пластинку с параллельно или дугонервным жилкованием. С другой стороны, у некоторых злаков пластинка листа не линейная, а довольно широкая, скорее широкоовальная, что особенно характерно для бамбуков. Пластинку листа злаков поэтому надо сопоставлять с пластинкой листа ювенильных растений пальм, которая уже довольно широкая, имеет язычок в своем основании, но еще не расщеплена на доли. Сходство между ними позволяет говорить об их гомологии.

Ствол пальм и соломина злаков также кажутся довольно несходными образованиями. Внешне стебель злаков гораздо более сходен со стеблями других однодольных, прежде всего осок. Однако имеется немало пальм, ствол которых удивительно напоминает стебель бамбуков или даже тростника и называется поэтому «тростниковидным стволом» (Drude, 1889). Листья на таком стволе расположены далеко друг от друга, междоузлия длинные, блестящие, гладкие. Особенно сходный облик с соломиной тростника имеют стволы *Chamaedorea* и *Chrysolidocarpus*; они у них весьма тонкие, гораздо тоньше, чем у многих бамбуков, и к тому же эти пальмы обильно кустятся. Вся внутренняя часть тростниковидного ствола пальм заполнена мягкой губчатой паренхимой, почти лишенной сосудистых пучков. То же самое наблюдается у многих злаков, например у кукурузы, сахарного тростника и сорго (Рожевиц, 1937).

Следовательно, и по форме стебля между пальмами и злаками имеется плавный переход. Если большинство злаков имеет надземные однолетние травянистые стебли, то бамбуки — типичные деревянистые растения. Примечательно, что именно среди бамбуков мы находим монокарпические формы, имеющиеся и среди пальм. И те и другие выбрасывают во время цветения крупное терминальное соцветие. Именно в сходстве строения стволов пальм и стеблей злаков видел признаки их филогенетического родства Краузе (Krause, 1866).

Таким образом, сходство в деталях строения между пальмами и злаками таково, что его никак нельзя признать случайным. По всем данным, признаки, характеризующие пальмы, более древние, чем у злаков и, следовательно, эволюция шла от пальм к злакам, от деревянистых растений к травянистым. В этом отношении особенно ценно то, что среди злаков уже давно, на основании изучения строения генеративных органов, наиболее древними признаны *Streptochaeta* и бамбуки (Schuster, 1910) или род *Arundo* (Clifford, 1961), т. е. деревянистые растения.

Бамбуки обладают и наибольшей совокупностью примитивных признаков, сближающих их с пальмами. Кроме деревянистости и монокарпичности, среди злаков только им свойственны плоды орех и костянка. Язычок их еще не потерял характера рахиса, так как узкое основание пластинки их листа — «черешок» — прикрепляется к влагалищу, морфологически настоящему черешку, заметно ниже его вершины. Колосковые чешуи у них еще не утратили формы листовых пластинок.

Интересно отметить также следующий факт. Если у огромного большинства злаков семена прорастают и образуют первые зеленые листья вскоре после посева, то у бамбуков, например у *Bambusa multiplex* Raeusch. (по устному сообщению сотрудницы Батумского ботанического сада Г. А. Морозовой), первые зеленые листья образуются лишь через несколько месяцев после прорастания. Если посев производится в январе—феврале, то зеленые листья у проростков бамбуков появляются лишь в августе, хотя прорастание начинается вскоре после посева. Для пальм же замедленное развитие проростков — характернейший признак.

Среди пальм наиболее сходны с бамбуками самые примитивные трибы — *Coryphoideae* и *Lepidocaryoideae*. Представители первой трибы имеют апокарпный гинецей и содержат монокарпические формы. Цветки большей частью обоеполые, соцветия с тонкими веточками. У представителей трибы *Lepidocaryoideae* гинецей уже синкарпный, но соцветия с двурядно расположенными цветками, которые охватываются предлистьями. Цветки однополые или обоеполые.

Тот факт, что признаки, сближающие пальмы со злаками, оказались у пальм как бы распыленными среди различных групп, вполне объясним. Отделение предковых типов злаков от предковых типов пальм произошло очень давно, не позднее середины мелового периода. Шустер (Schuster, 1910) относит появление злаков даже к нижнему мелу.

Впоследствии и злаки, и пальмы продолжали развиваться различными путями, независимо друг от друга. Поэтому одни примитивные признаки, сближающие их друг с другом, давно исчезли, а другие сохранились лишь в одной из этих групп. Признаки же эволюционно более молодые, как например редуцированный околоцветник и другие части цветка, или, наоборот, увеличенное число его частей (особенно тычинок), кустистые многоствольные формы, перистые листья, раздельнополость цветков, утолщенная ось соцветия (у початка) могли сформироваться уже после расхождения предковых типов пальм и злаков, независимо, параллельно в обеих этих группах, или только в одной из них.

Таким образом, с морфологической точки зрения ход эволюции от пальм к злакам объясним. Однако любое филогенетическое построение можно считать удачным только тогда, когда будут выяснены причины эволюционного процесса в данной группе. Под влиянием каких условий тип пальм мог трансформироваться в тип злака, прежде всего бамбука? На этот вопрос можно ответить следующим образом. Толстоствольные низкоствольные пальмы — в основном обитатели аридных областей, часто пустынь. Тонкоствольные же пальмы растут в лесах и главным образом по опушкам (Ричардс, 1961).

В условиях леса и опушек полезна способность к быстрому росту, позволяющая растениям быстрее достигнуть верхнего яруса, где больше света. Поэтому большинство пальм в лесу имеет тростниковидный ствол. Способность к быстрому росту в еще большей степени выражена у бамбуков. Они уже все являются типично лесными или прибрежными растениями, развивающимися в условиях значительного затенения. Поднявшись вверх, над общим пологом леса, предки бамбуков перешли от насекомоопыления, свойственного большинству пальм, к ветроопылению, так как при наличии большого раскидистого соцветия с многочисленными мелкими цветками более экономичным является опыление ветром. В то время как насекомые опыляют каждый цветок в отдельности и притом, если соцветие крупное, в основном в пределах этого соцветия, ветер переносит пыльцу со всех цветков одного соцветия на цветки многих соцветий. А ветроопыление, как известно, ведет к упрощению цветков, прежде всего к утрате околоцветника.

Таковы основные пути и причины, приведшие к формированию бамбукообразных предков злаков из пальм, а от них — к развитию всего семейства злаков, весьма своеобразного по сравнению с другими семействами однодольных и вместе с тем однообразного.

Но неправильно было бы совершенно обойти молчанием то сходство, которое отмечается между злаками, с одной стороны, и *Restionaceae* и *Centrolepidaceae*, с другой, как по внешней морфологии, так и эмбриологии (Hamann, 1962, 1965). Многие систематики в этом сходстве усматривают признаки несомненного родства между ними.

Считается, что два вышеназванных семейства являются исходными для злаков, причем генеалогия этих последних низводится часто до *Commelinaceae* (Ziegenspeck, 1939). Бросается, однако, в глаза, что ни одна из особенностей строения злаков при этом не получает удовлетворительного объяснения. По-прежнему остаются загадочными такие образо-

вания злаков, как зародыш, проросток; по-прежнему вызывает удивление наличие у злаков плодов костянок. В то же время при сравнении злаков с пальмами все эти явления находят объяснение.

Далее, выведение злаков из *Commelinales* или *Juncales* противоречит закономерностям соматической эволюции, ибо, как отмечал М. Г. Попов (1963), нельзя производить таксон, содержащий древесные формы от таксона, который их не имеет. Если и в настоящее время многие систематики первичными среди однодольных считают травянистые растения, то все же не однолетние, которые в основном входят в сем. *Centrolepidaceae* и *Restionaceae*.

Таким образом, несмотря на внешнее сходство злаков с некоторыми другими семействами однодольных, приходится признать его результатом конвергенции, а не родства.

Заключение

Между различными группами пальм и злаков существует большое сходство. Многие особенности и детали строения, свойственные только злакам (строение зародыша и проростка, листа, стебля, плода, цветка и соцветия), получают объяснение в свете представления об их родстве с пальмами. Признаки злаков являются более продвинутыми, специализированными по сравнению с признаками пальм. Наибольшим сходством среди злаков с пальмами обладают бамбуки. Следовательно, эволюция шла от предкового типа пальм к предковому типу злаков, прежде всего бамбуков. Она была связана с приспособлением к жизни в насыщенных ценозах, что вызвало необходимость ускорения роста и перехода от насекомоопыления к ветроопылению.

ЛИТЕРАТУРА

Веттштейн Р. (1912). Руководство по систематике растений. 2, 2. — Каден Н. Н. (1958). Апокарпия гинецея и плода злаков по данным сравнительной морфологии. Научн. докл. высш. школы. Биолог. науки, 3. — Каден Н. Н. (1959). Апокарпия гинецея и плода злаков по данным васкулярной анатомии и онтогении. Научн. докл. высш. школы. Биолог. науки, 3. — Петрова Л. Р. (1965). Морфология репродуктивных органов бамбука *Melocanna bambusoides* Trin. Бот. журн., 50, 9. — Петрова Л. Р. (1970). Морфология репродуктивных органов некоторых видов подсемейства *Bambusoideae*. Бот. журн., 55, 2. — Петрова Л. Р. и М. С. Яковлев. (1968). Морфология и анатомия плодов и семян бамбуков *Melocanna bambusoides* Trin. и *Phyllostachys bambusoides* Sieb. et Zucc. Бот. журн., 53, 12. — Попов М. Г. (1963). Основы флорогенетики. — Ричардс П. (1961). Тропический дождевой лес. — Рожевиц Р. Ю. (1937). Злаки. — Сааков С. Г. (1954). Пальмы и их культура в СССР. — Серебряков И. Г. (1952). Морфология вегетативных органов высших растений. — Смирнов П. А. (1953). Морфологические исследования злаков. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 8, 6. — Сурков В. А. (1961). Онтогенез и морфологическая природа членов цветка у злаков. Бот. журн., 46, 8. — Campbel O. (1940). Evolution of the land plants. — Chadefaud M. et L. Emberger. (1960). Traité Botanique. II. — Clifford T. H. (1961). Floral evolution in the family *Gramineae*. Evolution, 15, 4. — Darlington C. D. a. H. Wylie. (1955). Chromosome atlas. — Drude O. (1889). Palmae. In: Engler und Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien, 2, Abt. 3. — Eames A. J. (1953). Neglected morphology of the palm leaf. Phytomorphology, 3. — Eames A. J. (1961). Morphology of the angiosperms. — Engler A. (1889). *Gramineae*. In: Engler und Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien, 2, Abt. 3. — Glück H. (1919). Blatt- und blütenmorphologischen Studien. — Gotin C. L. (1904). Observations sur la germination et la formation de la premiere de quelques palmiers. Revue gen. bot., 17. — Gotin C. L. (1906). Reserches anatomiques et chimiques sur la germination des palmiers. Ann. Sci. Nat., ser. 9, 3. — Hamann U. (1962). Weiteres über Merkmalbestand und Verwandtschaftsbeziehungen der *Farinosae*. Wildenowia, 3, 1. — Hamann U. (1965). Beitrag zur Embriologie der *Centrolepidaceae* mit Bemerkungen über den Bau der Blüten und Blütenbestanden und die systematische Stellung der *Farinosae* Familie. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch., 75, 5. — Hutchinson J. (1960). Families of flowering plants. Monocotyledons. — Krause E. (1866). Die botanische Systematik in ihrem Verhältniss zur Morphologie. — Martin A. C. (1946). The comparative

internal morphology of seeds. Amer. Mild. Nat., 36, 3. — Martius K. F. P. (1823—1850). Historia naturalis plantarum. — Schuster J. (1910). Über die Morphologie der Grasblüte, Flora, 100. — Ziegenspeck H. (1939). Die Phylogenie der Glümifloren. Bot. Archiv, 39.

Главный ботанический сад
Академии наук СССР,
Москва.

(Получено 26 X 1965).

SUMMARY

On the basis of the comparative-morphological material a close similarity between palms and grasses in the structure of all the organs is shown in this paper. Since the palms are characterized by more ancient structural features and most of them are woody plants, a conclusion is drawn about the origin of grasses from palms via bamboos.

УДК 581.3 : 581.81 : 631.523

Е. В. Ивановская

ПРОЦЕССЫ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ В ТКАНЯХ ОТДАЛЕННЫХ ГИБРИДОВ ЗЛАКОВ

С 6 рисунками

H. V. IVANOVSKAYA. PROCESSES OF DIFFERENTIATION IN THE TISSUES OF REMOTE HYBRIDS OF *GRAMINEAE*

На основе цитологического анализа строения некоторых клеток и тканей в процессе развития зародышей отдаленных гибридов пшеницы (F_0), автор пытается истолковать видимые в световой микроскоп морфологические нарушения с точки зрения функционирования гибридного генотипа в этих клетках.

В статье рассматриваются следующие вопросы: сроки проявления в гибридном зародыше и эндосперме гибридного генотипа; поведение клеток алейронового слоя в связи с критическим периодом дифференцировки этой ткани; неспособность гибридного генотипа обеспечить дифференцировку определенной (характерной для данного вида) ткани, что приводит к развитию иной, несвойственной нормальному зародышу злаков ткани.

Все клетки громадного большинства развивающихся организмов содержат один и тот же генотип, однако дифференцируются в разнообразные ткани. Ведущую роль в этом процессе играет активность или репрессия тех или иных генов в этих тканях, что приводит к выработке одних белков в одних тканях и других белков в других. Выяснено, что факторами регуляции генной активности у многоклеточных организмов являются основные белки — гистоны и рибонуклеопротеиды, которые репрессируют часть генов (Нейфах, 1965; Боннер, 1967, и др.).

Регуляция дифференцировки может осуществляться на разных уровнях. В онтогенезе лишь небольшое число основных процессов обеспечивают полное развитие организма. Это, во-первых, ооплазматическая сегрегация, т. е. появление различий между разными зонами оплодотворенного, но еще не делящегося яйца, и, во-вторых, индукция — влияние одной ткани на другую, приводящее к изменению пути ее развития.

Оба упомянутые процесса дифференцировки имеют в своей основе общий принцип — репрессирование одних генов и дерепрессирование других, что приводит к смене спектра вырабатываемых белков-ферментов, осуществляющих процессы, лежащие в основе развития организма. Эти два процесса отличаются по времени своего действия (рис. 1).

На рис. 1 изображены процессы ооплазматической сегрегации и индукции. Возникающие различия в цитоплазме оплодотворенного яйца фиксируются образующимися стенками клеток, и ядра с одним и тем же генотипом начинают работать в разном субстрате, что создает различия в их работе. Так начинается дифференциация.

Несколько позже начинается процесс индукции, который на рис. 1, *г* показан двумя стрелками, направленными из одной группы клеток в другую. В результате этого определенная группа клеток начинает испытывать изменения в дифференцировке, что обусловливает их отличия от соседних клеток.

Таким образом, ооплазматическая сегрегация обеспечивает возникновение различий у первых клеток зародыша. У растений это проявляется

в наличии разных типов развития зародышей (Souéges, 1939; Цингер, 1958; Яковлев, 1958; Поддубная-Арнольди, 1964). При характеристике типов зародышей покрытосеменных растений указывается, какие органы возникают из апикальной клетки (*са*) и какие — из базальной клетки (*св*) зародыша. У различных типов апикальная и базальная клетки значительно отличаются по степени их участия в построении зародыша.

В процессе дальнейшего развития начинается взаимодействие между группами клеток зародыша, а также между этими клетками и клетками материнских тканей (т. е. процессы индукции).

Наличие индукции показано в ряде опытов. Например, установлено, что развитие хряща у аксолотля индуцируется нервной трубкой и хордой. Опыты с фильтром, помещенным между этими тканями, говорят о том, что действие вызывают химические вещества (Lash и др., 1957). Подобные процессы наблюдаются на разных этапах онтогенеза.

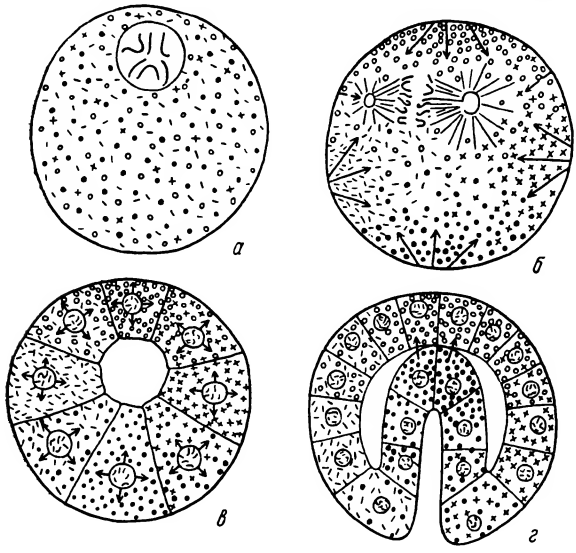


Рис. 1. Процессы дифференциации.

Ооплазматическая дифференцировка и индукция у животных организмов. *а* — оплодотворенное яйцо; *б* — возникающие различия в цитоплазме оплодотворенного яйца; *в* — фиксация различий образующимися стенками. *Разными стрелками* показано, что генетически одинаковые ядра начинают по-разному работать в различных субстратах; *г* — процесс индукции показан стрелками, направленными из одной группы клеток в другую (по Равену, 1964).

Установлено, что индуктор (т. е. вещество, поступающее в индуцируемую ткань) лишь активирует участки хромосом и не несет никакой информации о самом процессе морфогенеза.

Получены данные об индукции, о репрессии генов гистонами и о связи белковых синтезов с определенным типом развития клеток. Об этом свидетельствуют опыты с личинками мотыля Chironomus, показывающие, что после воздействия гормонов или других физиологически активных веществ (Clever, 1961; Кикнадзе и Филатова, 1963) определенные локусы политенных хромосом слюнных желез переходят в состояние пуффинга, т. е. в активное, деятельное состояние. По данным Боннера (1967), депротеинизированная ДНК, т. е. освобожденная от репрессирующих ее деятельность гистонов, в 5 раз более активна, чем хроматин. В опытах Боннера показано, что депротеинизированная ДНК верхушечных почек гороха вырабатывает семядольный глобулин, который в норме вырабатывается только семядолями этого растения. Следовательно, ДНК клеток гороха обладает способностью синтезировать семядольный глобулин, и отсутствие его, например в верхушечных почках, объясняется репрессированным состоянием соответствующих участков ДНК в клетках верхушечных почек. Репрессированное состояние (как видно из опыта, в котором применена депротеинизация) обеспечивается белками. По данным Р. Г. Бутенко, А. Д. Володарского и Н. Н. Дмитриевой (Бутенко, 1970; Дмитриева, 1970), дедифференцировка клеток под влиянием определенных факторов среды и переход их с одного пути развития на другой сопровождаются изменением спектра белков, вырабатываемых этими клетками, т. е. связаны с активацией (дерепрессией) каких-то генов. В таких опытах непосредственно демонстрируется связь переходных моментов в онтогенезе с включением или выключением определенных белковых синтезов.

Боннер (1967) дал схему дифференцировки тканей из меристематического зачатка. Сначала происходят деления клеток, возникает меристематическая ткань, затем включаются специфические программы активности генов, обусловливающие дифференцировку определенных тканей из меристематического зачатка. Включение специфических программ, вероятно, происходит не одновременно.

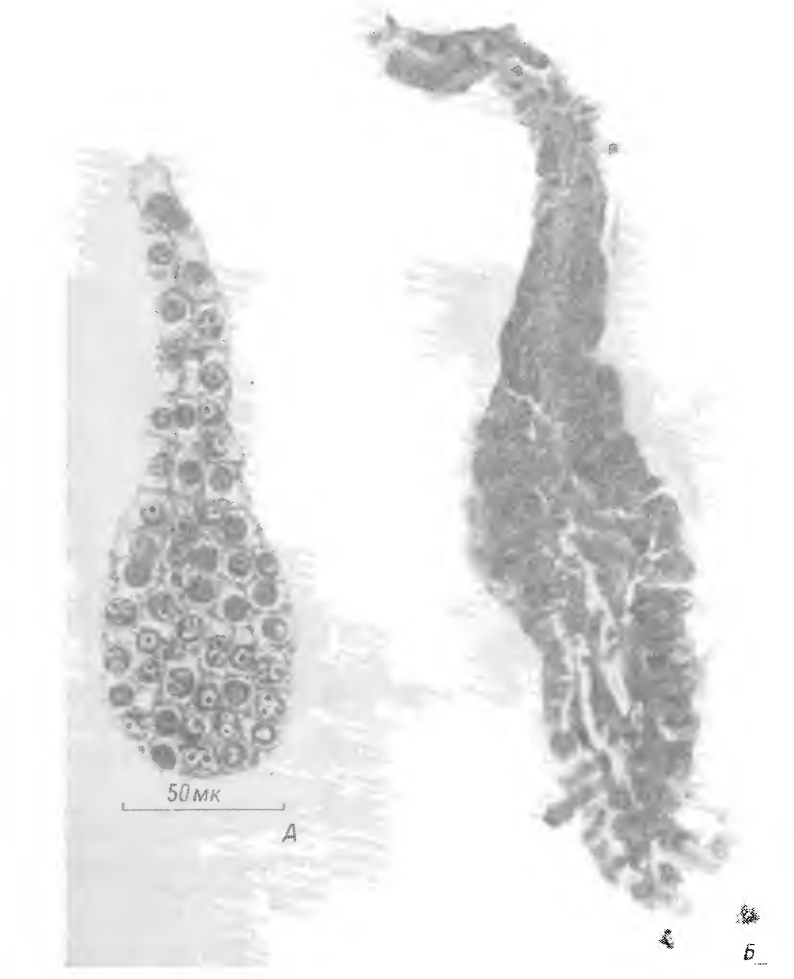


Рис. 2. Развитие гибридных зародышей, полученных при скрещивании пшеницы с элимусом.

А — гибридный зародыш из зерновки пшеницы через 7 суток после опыления ее элимусом (гематоксилин); *Б* — гибридный зародыш из зрелой зерновки; дифференцировались лишь покровная ткань и паренхима (гематоксилин).

Данные по эмбриологии отдаленных гибридов представляют интерес для изучения вопросов дифференциации тканей, так как при отдаленной гибридизации эти процессы морфологически более заметны. При этом существенно, что общие закономерности морфогенеза у гибридов такие же, как у исходных видов.

Цель настоящей работы — рассмотрение полученных нами данных в свете проблемы морфогенеза. Нашей задачей было выяснение сроков наиболее раннего проявления морфогенетической деятельности генов отцовской особи, определить время наступления критических периодов в становлении определенной ткани и изучить некоторые стороны морфогенетических процессов, обеспечивающих дифференциацию определенного органа или ткани.

Материал и метод

Материалом исследований были главным образом зерновки (F_0) с пониженной жизнеспособностью, полученные от опыления завязей твердой пшеницы *Triticum durum* Desf. пыльцой элимуса *Elymus arenarius* L., и зерновки, полученные при опылении ржи *Secale cereale* L. пыльцой пырея *Agropyron glaucum* Gaertn.

Зрелые зерновки были предоставлены селекционерами, ведущими работы с этими культурами под руководством Н. В. Цицина. Темпоральные фиксации зерновок в процессе развития сделаны на нашем материале. Сообщаемый материал частично опубликован; в этой статье он рассматривается с позиций онтогенетики — изучения развития организма с точки зрения реализации его генотипа.

Препараты приготовлены по обычной цитологической методике.

Экспериментальная часть и обсуждение полученных данных

Рассмотрим здесь лишь некоторые вопросы на основе наших исследований зародышей и зерновок отдаленных гибридов злаков.

Мы сравнили один из типов гибридных зародышей из зерновок пшеницы, полученных при ее опылении элимусом, через 7 суток после опыления (рис. 2, *А*) со сходным по морфологии гибридным зародышем из зрелой зерновки (рис. 2, *Б*). Сравнение показало, что в обоих случаях имеется один и тот же тип зародыша. Уже в семидневном гибридном зародыше проявилось нарушение действия генов — видна аномальная структура зародыша. Развитие его остановилось рано. Зародыши этого типа остаются маленькими (величина их соответствует размеру нормального 3—4-суточного зародыша) до полного созревания зерновки. Они обладают способностью только к ограниченной дифференцировке — к образованию ткани типа паренхимы щитка и покровной ткани. Органогенеза в таких зародышах не наблюдается.

То же мы наблюдали и при развитии эндосперма — также гибридной ткани.

На рис. 3 изображены продольные срезы (параллельные бороздке) нормальной выполненной зерновки родительской формы (пшеницы) и щуплой гибридной зерновки, в которой развитие эндосперма происходило первые 3—4 суток, но затем рост ткани эндосперма остановился. В результате дифференциации выделились клетки алейронового слоя, которые на схеме обозначены черным цветом. Возникновение такого дисковидного эндосперма характерно при отдаленных скрещиваниях (Ивановская, 1965). Встречались гибридные зерновки с эндоспермами, в которых ни одна из клеток поверхностного слоя не смогла дифференцироваться в алейроновую.

У животных подробно исследованы ранние стадии развития зиготы. Установлено, что различные нарушения или остановка в развитии гибридного зародыша происходят на стадии бластулы, когда в метаболические процессы включаются продукты активности генов спермия и истощаются запасы таких продуктов яйцеклетки.

Аналогичная картина наблюдается, как мы видели, при развитии гибридных зародышей растений. Вначале, в течение 3—4 дней после опыления, развитие близко к норме, так как оно, очевидно, обеспечено соответствующими синтезами. Исходя из сказанного выше, мы можем предположить, что развитие вначале обеспечивается синтетическими продуктами материнского организма (запасенными в яйцеклетке), а последующие остановки и нарушения его, выявляющиеся на ранних этапах онтогенеза, являются результатом включения в метаболизм клеток зародыша генного контроля отцовского организма (спермия). В результате возникают дисгармонии в развитии. Исходя из наших и литературных данных о развитии зиготы при отдаленной гибридизации, мы можем предположить, что на 3—4-е сутки в пшеничных гибридах происходит ослабление

контроля цитоплазмы яйцеклетки пшеницы над развитием. Приведенные данные также показывают, что для проявления действия генов отца требуется известное время.

Приведем пример, свидетельствующий о том, что для проявления действия гена в развитии нужно определенное время. При скрещивании самки рачка Gammarus, гомозиготной по рецессивной мутации «белое тело» с нормальным пигментированным самцом, потомство в начале развития не имеет пигмента и только спустя некоторое время приобретает окраску (Sexton a. Pantin, 1927). Следовательно, доминантный ген, обусловливающий пигментацию и полученный от отца, не может вызвать синтез пигментов с самого начала развития.

Разберем теперь взаимоотношения между делением меристематических клеток и включением процессов специализации на примере дифференциации алейронового слоя эндосперма пшеницы и ее гибридов. Эндосперм является удобным объектом изучения процессов дифференцировки, так как он состоит из двух хорошо дифференцированных тканей: алейронового слоя и центральной крахмалоносной части.

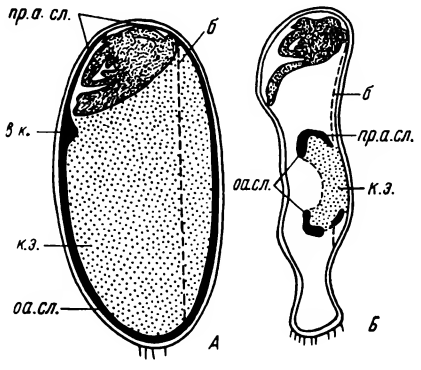


Рис. 3. Схемы строения зрелых зерновок пшеницы.

А — нормальная зерновка; *Б* — гибридная зерновка; *оа. сл.* — основной алейроновый слой; *пр. а. сл.* — пристенный алейроновый слой; *в. к.* — вытянутые клетки алейронового слоя, *к. э.* — крахмалоносная часть эндосперма; *б* — бороздка.

Алейроновый слой зрелой зерновки пшеницы состоит из сплошного ряда (в некоторых местах из 2—3 рядов) дифференцированных клеток. Этот слой в пшенице возникает в результате дифференцировки всех поверхностных клеток эндосперма в алейроновые (рис. 4, *А*, *см. вклейку в конце номера*). У пшенично-элимусных гибридов часто лишь отдельные клетки поверхностного слоя способны дифференцироваться в алейроновые; остальные же поверхностные клетки, как и вся остальная масса клеток, становятся крахмалоносными. На некоторых препаратах мы видели единичные клетки, дифференцировавшиеся в алейроновые и не испытавшие после этого ни одного деления. На рис. 4, *Б* видна клетка, которая разделилась уже после включения процессов специализации (употребляя термин Боннера). На рис. 4, *В* видна группа клеток. По характеру границ можно определить, что клетки этой группы произошли в результате нескольких делений одной первоначально дифференцировавшейся клетки. Под семенной кожурой зерновки такие группы образуют как бы «пятна» алейронового слоя, что мы и видим на препаратах.

Итак, включение процессов специализации может начинаться еще до потери клетками митотической активности. Они продолжают делиться, увеличивая объем ткани, однако не нарушая плана своей дифференцировки; следовательно, критический период для детерминации клеток в алейроновые предшествует потере ими митотической активности, и какое-то время эти два процесса могут идти одновременно.

Как известно, интерфаза между делениями ядра носит название автосинтетической — в это время геном работает на себя, обеспечивая репродукцию клеток. Однако наши материалы показывают, что параллельно с этими процессами могут протекать и процессы специализации, которые обычно относятся к гетеросинтетической интерфазе.

В этот переходный период сочетания автосинтетических и гетеросинтетических процессов клетка становится способной к вступлению в собственно гетеросинтетическую интерфазу, связанную с ее специализацией.

С рассмотренных нами позиций, критические периоды в развитии (например, детерминация алейронового слоя), очевидно, связаны с изме-

нением характера репрессии и дерепрессии генов, а следовательно с изменением спектров продуцируемых белков (ферментов), с помощью которых и осуществляется новый путь развития — формирование ткани, предназначенной для выполнения определенных функций.

Исходя из приведенных в начале статьи положений, мы вправе ожидать, что в некоторых структурах (зародышах и др.), возникших в результате отдаленной гибридизации, формирование того или иного органа не всегда обеспечено веществами — регуляторами генной активности, благодаря которым и осуществляется его дифференцировка. В этих случаях у гибрида возникнут нарушения в данном органе. Это мы действительно наблюдаем у гибридов. Так, на рис. 5, *А* (*см. вклейку в конце номера*) показан зародыш на зрелой гибридной зерновки, у которого не полностью сформировалась часть щитка. В норме эта часть, состоящая из паренхимы, расположена ниже центрального проваскулярного пучка щитка (если зародыш обращен почечкой вверх). Верхняя, обращенная к зародышу часть щитка дифференцировалась. На рис. 5, *Б* мы видим покровный слой измененного органа. Как видно, это образование покрыто эпидермисом. В измененном щитке нет клеток типичной паренхимы щитка. В этих зародышах в свое время, в процессе развития, не смогли произойти деления клеток, в норме образующие эту часть органа. Следовательно, нарушения начались уже на ранних стадиях развития, когда происходила закладка основных органов зародыша.

Зародыш, изображенный на рис. 6, *А* (*см. вклейку в конце номера*) имеет локальные нарушения в ткани корешка. Корневой чехлик не сформировался. Клетки на конце корешка, которые должны были дифференцироваться в клетки корневого чехлика, развивались совсем в другом направлении. Они очень сильно увеличились в объеме и приобрели сильно вытянутую или овальную форму. И так как этот процесс происходил в ограниченном колеоризой пространстве, они смяли меристематические ткани кончика корешка (рис. 6, *Б*). Загнутые внутрь наружные слои тканей корешка видны на обеих фотографиях. Нарушения в развитии выразились и в том, что эта измененная ткань не отделилась от ткани колеоризы, хотя по обеим сторонам корешка видны шизогенные полости. Судя по внешнему виду клеток, эта ткань ближе всего к ткани колеоризы. Содержимое этих измененных клеток подверглось значительному лизису (см. рис. 6).

В данном случае деления клеток происходили, но, очевидно, благодаря нарушениям в продукции морфогенетических веществ эти клетки развились в ткань другого типа.

Рассмотренные нами примеры иллюстрируют случаи выпадения различных звеньев дифференциации ткани или органа. Отмеченное нами ранее несоответствие в развитии органов гибридных зародышей зрелых зерновок, очевидно, имеет ту же природу (Ивановская, 1958).

Подобные же нарушения дифференциации одной ткани, а следовательно нарушения деятельности генов, обеспечивающих формирование этой ткани, наблюдаются при диплонтической стерильности. Так К. А. Петрова (1968) установила, что у пшенично-элимусных гибридов нарушения в тканях, приводящие к диплонтической стерильности, возникают в профазе мейоза, когда еще имеется соматический набор хромосом. Этот набор мог обеспечить развитие гибридного организма до формирования органов плодоношения; однако он обусловил нарушения развития при формировании тканей в генеративных органах. Эти нарушения вызвали гибель клеток археспория и тапетума. Таким образом, этот случай представляет пример гибели двух сопряженных тканей.[1]

Напомним, что аналогичные локальные аномалии наблюдаются при скрещивании животных. В некоторых случаях у гибридных мышей не формируется хвост или бывает сильно нарушено строение глаза.

[1] Сопряженными тканями мы называем ткани, возникающие в результате дифференцирующих делений. К ним относятся многие пары тканей: камбий—ксилема, камбий—флоэма и др.

Таким образом, рано переходящие в активное состояние гены вызывают и рано проявляющиеся аномалии, и, пока зародыш представлен одной (меристематической) тканью, они распространяются на весь зародыш (см., например, гибридный зародыш на рис. 2, *Б*). Если деятельность генома обеспечивает ранние стадии развития и дисгармония возникает позже, то наблюдаются локальные нарушения развития — строение одной ткани или одного органа оказывается нарушенным в значительно большей мере, чем других органов и тканей. Происходит процесс, в известной мере аналогичный автономному проявлению мутаций, когда страдает орган, в котором проявляется действие мутировавшего гена (если же этот орган сам влияет на развитие зародыша, то картина значительно усложняется). Таким образом, изучение последовательности проявлений нарушений при дифференциации зародыша может в известной степени указывать на последовательность участия генов в формировании зародыша (Нейфах, 1965) или в последующем развитии организма до зрелости.

В литературе есть указания (Голубовская и др., 1967) на возникновение у отдаленных гибридов (и их амфидиплоидов) мозаичной ткани по числу хромосом (это обнаруживается в метафазах первого деления при микроспорогенезе). Если бы в исследованных нами гибридах причиной нарушений в развитии были бы различия в числе хромосом, мы наблюдали бы мозаику в дифференциации ткани, причем эта ткань должна была бы отличаться большим морфологическим разнообразием. Но этого нет. Однократное же хромосомное нарушение при формировании гибридного зародыша не дает уклонений, ограниченных определенной тканью.

Следует подчеркнуть, что многократное повторение определенных типов нарушений говорит об их связи с генотипом гибрида.

В заключение следует сказать, что изучение развития организмов при отдаленной гибридизации, отклоняющихся от нормы, может дать материал для решения ряда вопросов дифференциации многоклеточных организмов.

Заключение

Остановка в развитии некоторых отдаленных гибридных зародышей и эндоспермов происходит тогда, когда зародыш начинает испытывать влияние генной активности гибридного генотипа (обычно на 3—5-е сутки после опыления). Таким образом, анализ гибридов позволяет, хотя и приближенно, определять время, когда в зародыше начинает проявляться деятельность собственного генотипа.

По нашим данным, в процессе формирования ткани есть переходный период, когда клетки находятся одновременно в процессе специфической дифференциации (в гетеросинтетической интерфазе), и вместе с тем они испытывают еще деления (т. е. проходят автосинтетическую интерфазу).

Довольно часто в отдаленных гибридах наблюдаются локальные нарушения в некоторых тканях (и сопряженных с ними). При этом зародыш может развиваться до зрелого состояния, а растительный организм достигать этапа формирования органов плодоношения. Такие локальные нарушения в некоторых тканях показывают, что гибридный генотип не может обеспечить нормальную дифференцировку именно данной ткани, хотя обусловливает дифференциацию соседних тканей.

В некоторых гибридных структурах (зародышах и других) не происходит деления клеток, приводящего к образованию того или иного органа или ткани.

Таким образом, при анализе гибридного материала мы встречаемся с выпадением отдельных звеньев или систем дифференциации; это выпадение позволяет выявить многоступенчатый характер данного процесса и отдельные его этапы.

Нами впервые описан факт нетипичной дифференциации ткани, чуждой для зародыша злаков. Мы пришли к выводу, что генотип в данных

клетках не может обеспечить их дифференцировку в нормальную ткань; клетки испытывают совершенно нетипичную дифференциацию. Это может быть объяснено деятельностью неспецифических для данной ткани генов.

В заключение отметим, что материал, полученный при отдаленной гибридизации и характеризующийся нарушениями развития, дает очень много для изучения процессов дифференциации.

ЛИТЕРАТУРА

Боннер Дж. (1967). Молекулярная биология развития. — Бутенко Р. Г. (1970). Тотипотентность растительной клетки и культура тканей. В сб.: Культура изолированных органов, тканей и клеток растений. Тр. I Всес. конф. 22—26 января 1968 г., М. — Голубовская И. Н., Ф. М. Шкутина, В. В. Хвостова. (1967). Нестабильность числа хромосом, обнаруженная в мейозе у пшенично-ржаных и неполных пшенично-пырейных амфидиплоидов. Генетика, 1. — Дмитриева Н. Н. (1970). Особенности метаболизма белка и нуклеиновых кислот в процессе дедифференциации клеток сердцевинной паренхимы стебля табака. В сб.: Культура изолированных органов, тканей и клеток растений. Тр. I Всес. конф. 22—26 января 1968 г., М. — Жинкин Л. Н. (1966). Дифференциация и продолжительность жизни клеток. Руководство по цитологии, 2. — Ивановская Е. В. (1958). Строение пшенично-элимусных зародышей. В сб.: Отдаленная гибридизация в семействе злаковых. — Ивановская Е. В. (1965). К онтогенетике алейронового слоя зерновок пшеницы и ее гибридов. Изв. АН СССР, сер. биолог., 6 — Кикнадзе И. И., И. Т. Филатова. (1963). Изменение РНК в гигантских хромосомах Chironomus dorsalis при метаморфозе и экспериментальных воздействиях. ДАН СССР, 152, 2. — Медведев Ж. А. (1968). Молекулярно-генетические механизмы развития. — Нейфах А. А. (1965). Ген и признак. В сб.: Основы молекулярной биологии. Общая генетика. — Петрова К. А. (1968). Особенности стерильности пшенично-элимусных гибридов первого поколения F_1 и возможности ее преодоления. Тез. докл. Всес. совещ. по отдаленной гибридизации растений и животных. 27 февраля—2 марта 1968 г., М. — Поддубная-Арнольди В. А. (1964). Общая эмбриология покрытосеменных растений. — Равен Х. (1964). Оогенез. — Цингер Н. В. (1958). Семя, его развитие и физиологические свойства. — Яковлев М. С. (1958). Принципы выделения основных эмбриологических типов и их значение для филогении покрытосеменных. Пробл. ботаники, III. — Clever U. (1961). Genaktivitäten in den Riesenchromosomen von Chironomus tentans und ihre Beziehungen zur Entwicklung. Chromosoma, 12. — Lash I., L. S. Holtzera. H. Holtzer. (1957). An experimental analysis of the development of the spinal column. VI. Aspects of cartilage induction. Exper. Cell. Res., 13, 2. — Sexton E. a. C. F. A. Pantin. (1927). Inheritance in Gammarus chevreuxi Sexton. Nature, 119, 2986. — Souèges R. (1939). Embryogenie et classification. Actualites scient. et industr. 781. Exposés d'embryol. et de morphol. végétales, X, 2 fasc.

Московский государственный университет.

(Получено 30 VIII 1968).

SUMMARY

The following facts were established by means of studying the F_0 of the remote hybrids of wheats and the comparison of the data obtained in these studies with those available in the literature: the pause in the development of some remote hybrid embryos and endosperms takes place at the moment when the embryo becomes subjected to the influence of the genic activity of the hybrid genotype. The process of establishment of tissue passes through a «mixed» stage, when the cells are differentiating (i. e. passing through the heterosynthetic period of the interphase) and at the same time cell divisions are still going on (i. e. the cells are passing through the autosynthetic period of the interphase). Local disturbances in certain tissues and their attendant tissues are rather frequently observed in remote hybrids, although on the whole the development can proceed up to the formation of a mature plant organism. In some hybrid structures (embryos and others) cell divisions that normally result in the formation of the tissue of the given organ fail. Sometimes the genotype of certain cells tails to secure their normal differentiation as a tissue and in these the differentiation is perfectly atypical.

УДК 581.526.45

В. М. Понятовская и В. Н. Макаревич

О ВЕРТИКАЛЬНОМ СТРОЕНИИ НАДЗЕМНОЙ ЧАСТИ ЛУГОВОГО БИОГЕОЦЕНОЗА (НА ПРИМЕРЕ ПОЛИДОМИНАНТНЫХ ЗАМОХОВЕЛЫХ СУХОДОЛЬНЫХ ЛУГОВ)

С 1 рисунком

V. M. PONIATOVSKAJA AND V. N. MAKAREVICH.
ON THE VERTICAL STRUCTURE OF THE OVERGROUND PART OF A MEADOW BIOGEOCOENOSIS (AS ILLUSTRATED BY THE EXAMPLE OF POLYDOMINANT DRY MEADOWS WITH A MOSS COVER)

В работе предпринята попытка вертикального расчленения наземного покрова лугового биогеоценоза в целом, дана характеристика его структурных частей и проведен анализ их взаимоотношений. Объектами исследования были мелкозлаково-разнотравные и разнотравно-мелкозлаковые луга средней замоховелости лесной зоны европейской части СССР.

По вертикали наземный покров лугов подобного типа подразделяется на два морфологически и биогеоценотически обособленных слоя, приравниваемых к биогеогоризонтам: собственно травостой и моховой покров. Рассматриваются функциональные особенности каждого слоя и их различия в характере и направлении биопродукционного процесса. В травяном слое преобладают автотрофные организмы; гетеротрофы представлены главным образом консументами (биотрофами), количество редуцентов (сапротрофов) незначительное. Основой биопродукционного процесса здесь является ассимиляция, поглощение солнечной энергии и создание первичного органического вещества. Моховой слой характеризуется не только качественно иным составом основной растительной массы, но и резким возрастанием количества гетеротрофов-редуцентов (сапротрофов). Здесь преобладают процессы диссимиляции, разрушения первичного органического вещества, а величина его синтеза относительно мала. Оба слоя теснейшим образом связаны в едином процессе ассимиляции—диссимиляции: аккумуляции энергии, продуцировании органического вещества и его переработки, разрушении и частичном высвобождении энергии и простейших элементов питания.

Понимая биогеоценоз прежде всего как некое функциональное единство, по-видимому, наиболее правильно будет рассматривать его как совокупность живых и неживых компонентов, спаянных в общем процессе превращения вещества и энергии, но различающихся по специфике своей жизнедеятельности (Сукачев, 1940, 1964; Odum, 1959, 1963; Villee, 1961; Лавренко и Понятовская, 1967; Лавренко, 1968; Дылис, 1969). Этим компонентам лучше не придавать значения отдельных структурных единиц и сообществ (ценозов), так как из этого вытекает требование их пространственной обособленности. Как известно, такими компонентами биогеоценоза являются: 1) атмосфера и косная часть почвы, образующие экотоп, или косную часть сухопутного биогеоценоза; 2) автотрофы и гетеротрофы, составляющие живую его часть. Автотрофный компонент, продуцирующий органическое вещество, состоит преимущественно из зеленых фотосинтезирующих растений. Гетеротрофный компонент в свою очередь складывается из потребителей этого вещества, или консументов, и разрушителей, или редуцентов (т. е. биотрофов и сапротрофов животного и растительного происхождения). Выделение фито-, зоо- и микро-

боценозов при изучении биогеоценоза «может быть допущено лишь по методическим соображениям, вытекающим из особенностей ботанических и зоологических исследований, ибо животные и растения в биоценозе взаимно связаны настолько тесно, что составляют единое целое» (Павловский и Новиков, 1950 : 283). Такого же мнения относительно условности выделения микробоценоза придерживаются В. Н. Сукачев (1950, 1955 : 333), Е. М. Лавренко и Н. В. Дылис (1968). По сути дела, то же можно сказать и об экотопе.

Взаимосвязи компонентов в пределах биогеоценоза прежде всего отражаются на строении последнего (Сукачев, 1955 : 333, 1966 : 567). Структурные выделы на уровне биогеоценоза или, как их предложил называть В. Н. Сукачев «биогеоценотические синузии», включают каждый «по меньшей мере два компонента — один живой, а другой косный» и характеризуются специфичными для них «взаимодействиями, а следовательно и обменом веществом и энергией как между своими компонентами, так и с другими синузиями» (Сукачев, 1955 : 335). Морфологию биогеоценоза в основном определяет его автотрофный растительный компонент, составляющий костяк всей эколого-биологической системы; поэтому при морфологическом изучении биогеоценоза за основу целесообразно принимать строение этого компонента (Сукачев, 1955; Лавренко, 1968; Дылис, 1969).

Настоящая работа является попыткой вертикального расчленения наземной части лугового биогеоценоза,[1] характеристики ее структурных единиц и анализа функциональной зависимости между ними. Объектом исследования были мелкозлаково-разнотравные и разнотравно-мелкозлаковые луга средней замоховелости Северо-Запада лесной зоны европейской части СССР (подзона южной тайги) на сильно- и слабоподзолистых почвах различного механического состава (от супесчаных до тяжелосуглинистых). Подробное описание растительного покрова опытных луговых участков дано в работах В. Н. Макаревич (1963, 1970, 1971) и И. Д. Кильдюшевского (1970а, б).

Растительная масса на лугах рассматриваемого типа создается главным образом цветковыми (примерно 90% от общей массы наземного покрова в период цветения большинства видов), а меньшая часть ее — мхами (10%); средний годовой прирост (от общего прироста) составляет соответственно 95—97% (Макаревич, 1971; Макаревич и Понятовская, 1971) и 3% (Кильдюшевский, 1970б).

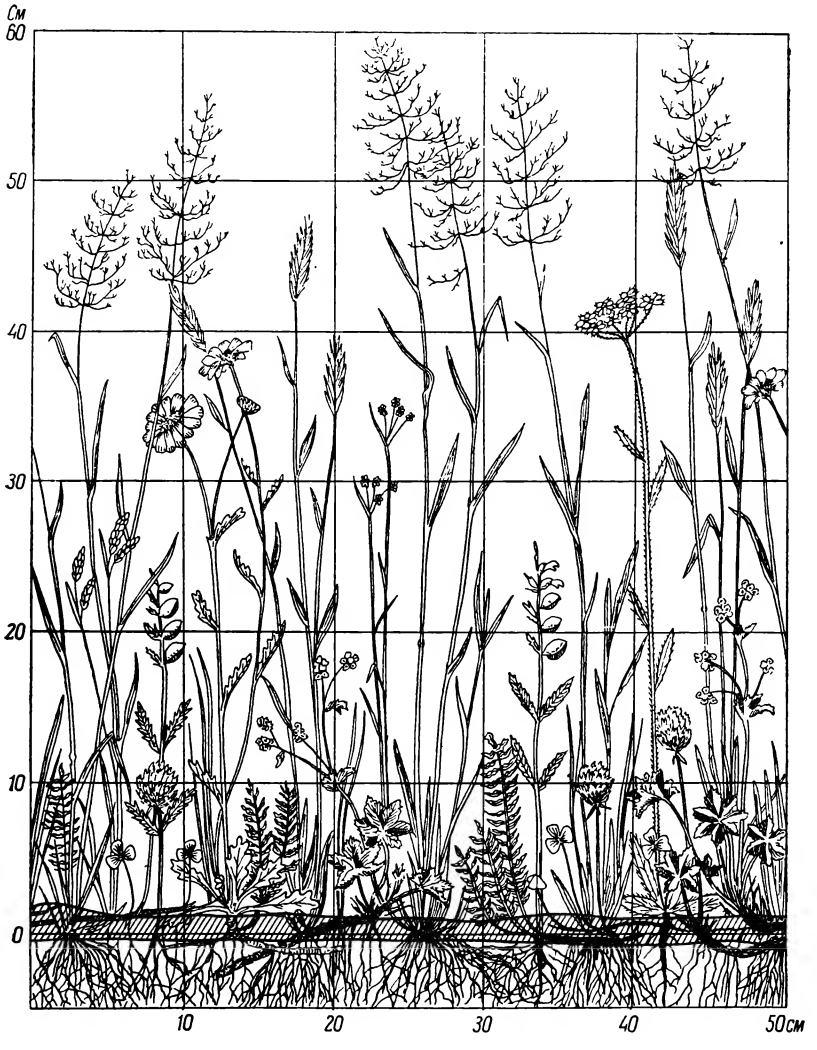
В наземном растительном покрове изучаемых луговых участков по вертикали можно выделить два слоя: травяной, находящийся в основном над моховым покровом (обычно рассматриваемый как травостой и срезаемый при оценке урожайности луга), и моховой (см. рисунок). Рассмотрим их морфологические и функциональные особенности.

На изучаемых лугах первый слой слагается преимущественно цветковыми растениями при незначительном участии хвощей. Травостой однородный, средней густоты, невысокий; в разгар своего развития достигает 50—65 см. На опытных участках в различных соотношениях преобладают низовые злаки *Agrostis tenuis* и *Anthoxanthum odoratum*, из разнотравья *Alchimilla monticola*, *Leucanthemum vulgare*, *Centaurea jacea* и другие виды, велика примесь *Lathyrus pratensis* и *Trifolium repens*, менее обильны *T. pratense* и *Vicia cracca*. Помимо автотрофного компонента для этого слоя характерно постоянное население гетеротрофов—биотрофов: насекомых и других беспозвоночных, бактерий, актиномицетов и паразитических грибов, гораздо меньше сапротрофов (Скалон, 1968, 1970; Павлова, 1970, 1971).

Единая по своей общей функциональной направленности толща травяного слоя по вертикали морфологически неоднородна. В ней выде-

[1] Мы учитываем лишь один из «двух взаимосвязанных блоков сухопутного биогеоценоза» (Лавренко и Дылис, 1968 : 161) — надземный, не касаясь второго — почвенного или подземного.

ляются более тонкие слои (Шенников, 1941), различающиеся по строению растительной массы, а именно по весовым соотношениям между видами растений, их листьями и стеблями, между живыми и отмершими частями. В какой-то степени это находит свое отражение и в стратиграфии условий фитосреды (Алексеенко, 1965, 1967).



Вертикальный разрез через наземную часть растительного покрова разнотравно-мелкозлакового луга в июле 1969 г.

Косой штриховкой показан моховой покров.

Распределение микро- и микоорганизмов в травостое также подчиняется определенным закономерностям. От верхушек к основаниям живых побегов масса эпифитных бактерий заметно увеличивается, почти не меняясь в составе; численность актиномицетов, наоборот, уменьшается (И. С. Скалон, неопубликованные данные). Из грибов здесь распространены паразитные, не участвующие в разложении растительной массы (Павлова, 1971). На ветоши, т. е. на сухих побегах, стоящих в травостое, также заметно преобладают биотрофы (особенно, в верхней части побегов), хотя качественный состав микрофлоры здесь несколько меняется за счет появления сапрофитов.

Можно говорить о фитоценотической значимости указанных различий, так как взаимоотношения, складывающиеся между компонентами сообщества в каждом из таких более тонких слоев травостоя, иные. В тече-

ние сезона активной вегетации по мере развития травостоя в этих слоях происходят также изменения содержания растительной массы. Однако эти различия не нарушают общего хода и направления биопродукционного процесса, характерного для преобладающего в травостое автотрофного компонента. Это дает нам право считать указанные количественные различия на уровне биогеоценоза несущественными и допустимыми в пределах одного биогеоценотического горизонта (так как они не нарушают его единства). Если понимать биогеогоризонт не только как морфологическую, но и как функциональную структурную единицу, характеризующуюся особым направлением биопродукционного процесса, то сказанное не противоречит определению его как «единицы по вертикали, далее не расчленимой» (Бяллович, 1960 : 43).

Второй слой состоит в основном из мхов, в меньшей степени из оснований побегов и листьев травянистых растений (живых и мертвых), всходов, растительных остатков, лишайников, микро- и микроорганизмов, а также многочисленных почвенных беспозвоночных.

Моховой покров в рассматриваемых сообществах мелкозлаково-разнотравных и разнотравно-мелкозлаковых лугов сравнительно неравномерный, местами довольно мощный (толщиной до 2 см). В состав его входят *Rhytidiadelphus squarrosus*, *Thuidium recognitum*, *Climacium dendroides*, виды *Mnium* (чаще *Mnium cuspidatum*) и др. Немалое влияние на ход биопродукционного процесса в этом слое оказывает качественно иной состав растительной массы, сложенной на 50—55% из мхов. Кроме того, здесь имеется также небольшая часть надземной массы травостоя цветковых. Около 5% растительной массы приходится на живые основания побегов и листовых черешков, узлы кущения, семена и плоды, многочисленные всходы и ювенильные особи. Отмершие части стеблей, листьев, измочаленные черешки и другие растительные остатки в разной стадии разложения составляют 35%. Значительно весовое участие (5%) подземных органов цветковых растений, они встречаются не только среди ризоидов мха, но и над ними; сюда относятся наземностелющиеся побеги, поверхностно залегающие корневища, тонкие и очень тонкие сосущие корни. Образование органического вещества автотрофами в этом слое происходит значительно менее активно (его масса составляет около 10% от общей наземной растительной массы, при ежегодном приросте ее, колеблющемся в пределах 3—4%). В основном здесь происходит накопление отмерших частей цветковых растений, как еще связанных с живыми особями, так и опавших, а также их фитогенный и зоогенный распад.

Гетеротрофный компонент здесь представлен преимущественно редуцентами, или сапротрофами — животными и растениями. По сравнению с травяным слоем сильно увеличивается количество бактерий (особенно целлюлозоразрушающих) и актиномицетов (Скалон, 1970); появляются базидиомицеты, относящиеся к группе подстилочных сапрофитов и имеющие на лугах (при кислой реакции почв) большое значение для разложения растительной массы (Павлова, 1971). Активность базидиомицетов в 2.5 раза выше, чем у других сапрофитных грибов.

Качественное отличие мохового слоя от травяного определяется иным соотношением между компонентами биогеоценоза, вследствие чего коренным образом изменяется направление биопродукционного процесса. В первом слое по массе преобладают автотрофные организмы, гетеротрофы представлены почти полностью биотрофами. Ведущим в биопродукционном процессе здесь является ассимиляция, создание первичного органического вещества и поглощение солнечной энергии. Во втором, моховом, слое резко изменяется качественный состав гетеротрофов; преобладание переходит к сапротрофам растительного и животного происхождения. Ведущими в этом слое становятся процессы диссимиляции первичного органического вещества, т. е. разложения растительной массы, при незначительном его синтезе.

Моховой покров лугов или «синузия другого, не лугового типа растительности» (Шенников, 1941 : 235) представляет как бы переходную

зону между «надземным и почвенным блоками сухопутного биогеоценоза» (Лавренко и Дылис, 1968 : 161), где сочетаются обе «биохимические функции живого вещества»: одна — «связанная с питанием, дыханием и размножением организмов», и другая — «с разрушением тела живого вещества и переходом его в косную материю» (Вернадский, 1965 : 265). Биопродукционный процесс в моховом слое переходит в следующую фазу диссимиляции, редукции первичного органического вещества, минерализации и высвобождения простых соединений. Здесь же частично происходит вторичное поглощение высвобождающихся органоминеральных элементов, т. е. замыкание биологического (или малого) круговорота вещества.

Соглашаясь с Е. М. Лавренко (1968 : 1770) в том, «что понятие о биогеоценотических горизонтах не совпадает с понятием фитоценотической ярусности растительных сообществ», мы в то же время считаем, что для некоторых типов биогеоценозов (луговых) пространственное совмещение этих структурных единиц возможно. Проведенный анализ показал, что наземный покров среднезамоховелых лугов состоит из двух морфологически и биогеоценотически обособленных биогеогоризонтов,[1] различающихся по направленности протекающих в них этапов общего для всей системы биопродукционного процесса. Оба горизонта связаны между собой в едином процессе ассимиляции—диссимиляции: фиксации энергии, продуцировании органического вещества и его переработки, разрушении и частичном высвобождении энергии и простейших элементов питания. Связь эта настолько тесная, что биогеоценотический подход к исследованию растительного сообщества (Порфирьев, 1965) как основного деятельного компонента единой эколого-биологической системы — биогеоценоза возможен лишь при одновременном изучении указанных горизонтов.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеенко Л. Н. (1965). Взаимосвязь структуры травостоя, фитоклиматических условий и некоторых физиологических процессов в травостое луговых трав. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 70, 6. — Алексеенко Л. Н. (1967). Продуктивность луговых растений в зависимости от условий среды. — Бяллович Ю. П. (1960). Биогеоценотические горизонты. Тр. МОИП, отд. биолог., III, секц. бот. — Вернадский В. И. (1965). Химическое строение биосферы Земли и ее окружения. — Дылис Н. В. (1969). Структура лесного биогеоценоза. — Кильдюшевский И. Д. (1970а). Состав и сложение мохового покрова мелкозлаково-разнотравного сообщества. В сб.: Луговой фитоценоз и его динамика в зависимости от различных мер воздействия. Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 18. — Кильдюшевский И. Д. (1970б). Опыт определения массы мха *Thuidium recognitum* (Hedw.) Lindb. по его высоте и проективному покрытию. Бот. журн., 55, 9. — Лавренко Е. М. (1968). Краткая общая программа изучения биогеоценозов. Бот. журн., 53, 12. — Лавренко Е. М. и Н. В. Дылис. (1968). Успехи и очередные задачи в изучении биогеоценозов суши в СССР. Бот. журн., 53, 2. — Лавренко Е. М. и В. М. Понятовская. (1967). Основные вопросы изучения биологической продуктивности наземных растений и их сообществ. Бот. журн., 52, 11. — Макаревич В. Н. (1963). Влияние на луговой травостой способов его использования. В сб.: Комплексные экспериментальные геоботанические исследования. Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 14. — Макаревич В. Н. (1970). Изменение состава и строения травостоя мелкозлаково-разнотравного сообщества в зависимости от различных мер воздействия. В сб.: Луговой фитоценоз и его динамика в зависимости от различных мер воздействия. Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 18. — Макаревич В. Н. (1971). Методика и некоторые результаты круглогодичных исследований по изучению первичной биологической продуктивности луговых растительных сообществ. Бот. журн., 56, 1. — Макаревич В. Н. и В. М. Понятовская. (1971). Ветошь и подстилка в суходольных лугах. 1. О содержании некоторых терминов. Бот. журн., 56, 3. — Павлова Т. В. (1970). Эколого-систематическое описание микофлоры опытных луговых участков. В сб.: Луговой фитоценоз и его динамика в зависимости от различных мер воздействия. Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 18. — Павлова Т. В. (1971). Роль базидиальных грибов, развивающихся на растительных остатках на лугах. Бот. журн., 56, 3. — Павловский Е. Н. и Г. А. Новиков. (1950). Биоценоз. Больш. Сов. Энцикл., 5. — Порфирьев В. С. (1965). К проблеме биогеоценоти-

[1] Решающим при выделении биогеогоризонта, как нам кажется, должна стать его функциональная специфика.

ческого изучения леса. В сб.: Проблемы совр. бот., 1. — Скалон И. С. (1968). Взаимовлияние растений и микроорганизмов в мелкозлаково-разнотравном ценозе. В сб.: Проблемы ботаники, 10. — Скалон И. С. (1970). Влияние различных сроков скашивания и минеральных удобрений на микробиологическую активность почвы и ризосферы мелкозлаково-разнотравного сообщества. В сб.: Луговой фитоценоз и его динамика в зависимости от различных мер воздействия. Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 18. — Сукачев В. Н. (1928). Растительные сообщества (введение в фитосоциологию). 4-е изд. — Сукачев В. Н. (1940). Развитие растительности как элемента географической среды в соотношении с развитием растительного сообщества. В сб.: Географическая среда в лесном производстве. — Сукачев В. Н. (1947). Основы теории биогеоценологии. Юбил. сб. АН СССР, посвящ. 30-летию Велик. Октябрьск. соц. рев., 2. — Сукачев В. Н. (1950). Биогеоценоз. Больш. Сов. Энцикл., 5. — Сукачев В. Н. (1955). О лесной биогеоценологии и ее основных задачах. Бот. журн., 40, 3. — Сукачев В. Н. (1964). Основные понятия лесной биогеоценологии. В кн.: Основы лесной биогеоценологии. Под ред. В. Н. Сукачева и Н. В. Дылиса. — Сукачев В. Н. (1966). Основные понятия о биогеоценозах и общее направление их изучения. В кн.: Программа и методика биогеоценологических исследований. — Шенников А. П. (1941). Луговедение. — Odum E. (1959). Fundamentals of ecology. 2 ed. — Odum E. (1963). Ecology. — Villee C. (1961). Biology.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 24 IX 1970).

SUMMARY

This work is an attempt of a vertical subdivision of the overground part of a meadow biogeocoenosis, the characterization of its structural elements and the analysis of their interrelations. Two layers are distinguished that are distinct both morphologically and biogeocoenotically: the sward proper and the moss cover. The functional characteristics of each of these layers (biogeohorizons) are analysed as well as the qualitative differences between them in the character and the direction of the bio-productive process: (I) in the first of these layers (herbaceous) there is a prevalence of autotrophs with a certain participation of heterotrophs-consumers (biotrophs) and insignificant proportion of saprotrophs (heterotrophs-reducers); the basic function of this layer is assimilation, the synthesis of the primary organic matter. (2) The second (moss) layer is characterized by a composition of vegetation qualitatively different from the herbaceous layer, with a much greater proportion of heterotrophs-reducers (saprotrophs); here the processes of dissimilation, decomposition of primary organic matter are predominating, while its synthesis is insignificant. These studies were carried out in the low grasses-forbs and forbs-low-grasses meadows with a moss cover.

УДК 582.26 [551.781+551.782 (47+57)

Н. И. Караева

ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРОСЛИ РОДА *NAVICULA* BORY В ПАЛЕОГЕНЕ И НЕОГЕНЕ СССР

N. I. KARAYEVA. THE DIATOMS OF THE GENUS *NAVICULA* BORY IN THE PALAEOGENE AND THE NEOGENE OF THE U.S.S.R.

В статье приводятся данные о видовом составе, распространении и экологии рода *Navicula* в палеогеновых и неогеновых отложениях на территории СССР; дается оценка роли рода в древних неогеновых морских и пресноводных водоемах; сделаны выводы относительно времени формирования рода *Navicula* в южных и дальневосточных морях СССР и пресноводных водоемах.

Вопросы истории формирования родов диатомовых водорослей до сего времени никем специально не разрабатывались. Монографы отдельных родов рассматривают род в современном его объеме и почти не уделяют внимания его эволюции и истории в геологическом прошлом. Между тем диатомовые водоросли, являющиеся хорошим палеонтологическим объектом, дают довольно обширный материал для исследования истории развития их родов.

Геологическая история рода *Navicula* Bory, являющаяся предметом настоящей статьи, представляет интерес как сама по себе, так и в связи с тем, что с ней тесно связан вопрос о происхождении шовных диатомовых в целом.

Наиболее древние представители рода *Navicula* известны из палеоцена (Witt, 1886; Pantocsek, 1903—1905) и эоцена (Grov a. Sturt, 1886, 1887а, б; Успенська, 1935; Глезер и Шешукова-Порецкая, 1968, 1969; Lohman a. Andrews, 1968; Schrader, 1969).

На территории СССР панцири древних видов рода *Navicula* Bory найдены в отложениях нижнесызранского подъяруса палеоцена Ульяновской области (Witt, 1886; Pantocsek, 1903—1905). Они были отнесены к следующим видам — *N. yarŕensis* var. *simbirskiana* Pant., *N. hennedyi* W. Sm. var. *hennedyi*, *N. praetexta* Ehr. Первая из указанных диатомей, найденная у с. Ананьино, вымершая; она представляет несомненный интерес как одна из древнейших, но нуждается в дополнительном исследовании, так как рисунок ее, приведенный Панточеком (Pantocsek, 1903—1905), схематичен.

Диатомея, определенная Виттом (Witt, 1886) как *N. hennedyi* W. Sm. var. *hennedyi*, после проверки отнесена Хустедтом (Hustedt, 1961—1966 : 464) к близкому виду *N. nebulosa* Greg. Кроме того, у обоих видов — *N. praetexta* Ehr. и *N. nebulosa* Greg., — найденных, как пишет Витт (1886), у с. Архангельское—Куроедово, сомнительно их местонахождение. По мнению Е. Е. Милановского (по: Диатомовый анализ, 1949), образцы с указанными видами взяты у с. Троицкое-Куроедово, в бассейне р. Свири. Обе эти диатомеи характеризуются длительным геологическим существованием и широко распространены, как в более поздних отложениях, так и в современных морях, но в современных водоемах СССР не найдены.

В эоценовых отложениях на территории СССР остатки представителей рода *Navicula* так же немногочисленны; они относятся всего к 6 видам и разновидностям, найденным в морских позднеэоценовых отложениях Украины (5 в Днепропетровской области и один в окрестностях Харькова); 1 вид найден в Зап. Казахстане, по р. Иргиз (Успенська, 1935; Глезер и Шешукова-Порецкая, 1968, 1969). Встречаемость этих видов в материалах, исследованных Глезер и Шешуковой-Порецкой единичная, роль их во флоре, обнаруженной в позднеэоценовых отложениях в окрестностях Днепропетровска, мала — они составляют 3.5% от общего числа 136 видов. Из указанных 6 диатомей, лишь 2 определены до вида — это вымершая *N. uspenskiana* Gles. et Sheshuk., являющаяся специфичным позднеэоценовым видом, найденная на Украине и в Зап. Казахстане, и *N. nebulosa* Greg., ныне широко распространенная в европейских морях; она приводится Успенской (1935), как *N. hennedyi* var. *nebulosa* (Greg.) Cl. Остальные диатомеи из этого рода приводятся со знаком открытой номенклатуры ввиду морфологических отличий их от известных форм и так же, по-видимому, являются вымершими. Представляют интерес среди них виды, близкие к современным тепловодным формам, — *N.* aff. *approximata* var. *schleinitzii* (Jan.) Hust. и *N.* aff. *quincunx* Cl.

При рассмотрении морфологии указанных выше 8 палеогеновых представителей рода бросается в глаза преобладание среди них форм из секции *Lyratae*, относящихся к кругу чрезвычайно близких по структуре диатомей, с очень широкими, обычно гладкими боковыми полями.

Моря и континентальные водоемы неогеновой эпохи отличались весьма благоприятными условиями для развития шовных диатомовых в целом и рода *Navicula*, в частности, судя по их обильному развитию. Находки панцирей раннемиоценовых диатомовых на территории Советского Союза немногочисленны. Диатомовые водоросли раннего миоцена принадлежат в подавляющем большинстве к морским планктонным видам — обитателям неритической зоны. Шовные диатомовые в этих отложениях редки, виды рода *Navicula* пока не найдены (Диатомовый анализ, 1949; Макарова, 1961; Шешукова-Порецкая, Глезер, 1962).

Со среднего миоцена представители рода *Navicula* являются постоянными и обычно довольно многочисленным компонентом ископаемых флор. Среднемиоценовая флора, имеющая в своем составе 40 представителей рода *Navicula*, найдена на территории СССР в Закарпатье (с. Горбков, Виноградовского р-на, Оксіюк, 1960), на Украине (с. Подгорцы, А. Портнягина-Пшеничная, 1961) и на о. Сахалине (п-ов Шмидта, Шешукова-Порецкая, 1967).

Богатая диатомовая флора, найденная в Закарпатье, относится к позднему тортону и представлена 159 видами, в основном пресноводными бентосными (Оксіюк, 1960). Экологический анализ флоры свидетельствует о том, что осадки отлагались в горном озере. Представители рода *Navicula* в этих отложениях довольно многочисленны, их всего 34 формы. Среди них в наибольшем количестве встречены галофобная *N. brekkaensis* P. Boye и олигогалобная *N. exigua* Greg. var. *exigua*. Специфические виды, характерные только для тортона, встречены не были.

Морская флора, носящая следы опреснения, найдена в верхнетортонских слоях Украины (Портнягина-Пшеничная, 1961) и также в основном представлена литоральными видами. Из 32 представителей, обнаруженных в этих отложениях, 5 относятся к роду *Navicula*; среди них лишь одна вымершая форма *N. rudis* var. *tenuistriata* f. *minor* Miss. Две современные диатомеи — *N. yarrensis* Grun. и *N. lyra* var. *lyra* Ehr. — вегетируют преимущественно в теплых морях. В составе среднемиоценовой флоры Дальнего Востока (п-ов Шмидта) найден единственный представитель рода *Navicula* — *N. rouxioidea* Sheshuk. (Шешукова-Порецкая, 1967), относящийся к планктону.

Всего в среднемиоценовой флоре СССР известно 40 видов, разновидностей и форм диатомовых этого рода; из них только 2 вида вымершие, в современных водоемах неизвестны. Это вышеуказанные *N. rudis* var.

tenuistriata f. *minor* Miss. и *N. rouxioidea* Sheshuk., существовавшие и в позднем миоцене, в конце которого они, по-видимому, вымерли. Остальные среднемиоценовые представители рода характеризуются длительным геологическим существованием.

Итак, род *Navicula* в среднемиоценовое время был немалочислен и почти в полном составе дошел до настоящего времени; он охватывает большинство секций и представлен видами, различными как по своей морфологии, так и по экологическому составу, включая галофобные, олигогалобные, солоноватоводные и морские элементы; среди последних следует отметить водоросли, преимущественно распространенные в теплых морях. Более детальный анализ рода в среднем миоцене пока затруднен ввиду малочисленности данных о флоре водоемов этого времени.

Позднемиоценовая флора, включающая виды рода *Navicula*, обнаружена в настоящее время из многих местонахождений в СССР, преимущественно в Причерноморье и Закавказье, а также на Дальнем Востоке.

В Сарматском море, существовавшем на территории Причерноморья, в начале позднемиоценового времени имело место бурное видообразование в различных молодых родах класса *Pennatophyceae*. Род *Navicula* в бентосе этого моря играл главную роль, имел 80 представителей и был наиболее многочислен по сравнению с остальными родами диатомовых (Pantocsek, 1902; Missuna, 1913; Гапонов, 1914, 1915, 1924; Пшеничная, 1954; Милованова, 1955; Шишова, 1955; Козыренко, 1958, 1959, 1961; Макарова, 1960, 1965; Гасанова, 1968). Если учесть, что общее число видов диатомей в сармате достигало 475 (Макарова и Козыренко, 1966), то представители рода *Navicula* составляли около 17%. Богатство и самобытность, отмечающиеся многими авторами для сарматской диатомовой флоры, в полной мере можно отнести и к роду *Navicula*. Подобное богатство этого рода видами в неогеновое время наблюдается только в сарматском море, по-видимому, вследствие благоприятных экологических условий (отчасти и вследствие его наибольшей изученности). Наиболее важное значение в сарматском водоеме имели вымершие *N. podolica* Gapon., *N. zichyi* Pant. и *N. andrussowii* Pant., входящие в характерные комплексы раннего сармата. Распределение видов рода *Navicula* в нижнем, среднем и верхнем сармате четких закономерностей не обнаруживает.

Общими для рода *Navicula* в тортоне и сармате являются 6 видов и разновидностей (менее 1%). 5 из них и ныне широко распространены в современных водоемах и лишь *N. rudis* var. *tenuistriata* f. *minor* Miss. — вымершая; она специфична для сарматского и тортонского веков и нигде больше не встречена. Небольшой процент общих форм наряду со скудностью данных о среднемиоценовой флоре не дает возможности судить о степени преемственности сарматской флоры от среднемиоценовой. Можно предположить, что на самом деле процент общих видов значительно выше.

Сарматские диатомеи, дожившие до настоящего времени, в основном являются морскими (28 видов и разновидностей) и солоноватоводными (8 видов и разновидностей). Пресноводные виды составляли менее 1% от общего числа форм.

Сарматские представители рода *Navicula* можно отнести к 3 основным группам: 1) типично сарматские виды, которые вымерли в конце сармата—начале меотиса; их всего 35 — *N. andrusowii* Pant., *N. brunii* Pant., *N. hemilyrata* Miss. и др.; 2) сарматские виды, вошедшие и в состав меотической флоры; эта группа малочисленная, включает всего 3 диатомеи — *N. adamii* Pant., *N. incomperata* var. *fossilis* Pant. и *N. lyra* var. *irregularis* Miss.; расширение исследований по меотическим отложениям, возможно, позволит пополнить этот список; в частности, можно предположить, что сюда войдет *N. zichyi* Pant. var. *zichyi*, известная пока в сармате и в акчагыле; 3) сарматские виды, продолжающие существовать и в современных морях. Это многочисленная группа, состоящая из 42 представителей, подавляющее большинство которых сохранилось в южных морях СССР, другие же — в Средиземном море.

Итак, сарматский период следует считать одним из важных этапов в формировании рода *Navicula*. Основанием для этого вывода служит богатство рода и бурное видообразование, характерное для него в этот период, большое число видов, сохранившихся до настоящего времени и играющих важную роль во флоре современных морей; таковы *N. digitoradiata* (Greg.) A. S. var. *digitoradiata, N. forcipata* Grev. var. *forcipata, N. hennedyi* W. Sm. var. *hennedyi, N. humerosa* Breb. var. *humerosa, N. lyra* Ehr. var. *lyra*.

Меотические отложения, также достаточно широко распространенные на юге СССР, довольно полно исследованы в отношении остатков диатомовых водорослей (Савченко, 1911; Козыренко, 1958, 1959, 1961; Макарова, 1960; Прошкина-Лавренко, 1960а; Гасанова, 1968). В исследованных меотических отложениях найдены панцири 23 представителей рода *Navicula*, из них 4 ныне вымерших.

В меотическом море род *Navicula* продолжает занимать главенствующее положение во флоре; так же как и в сармате он является наиболее многочисленным по сравнению с другими родами и составляет 11% от общего числа меотических видов. В то же время общее число видов рода *Navicula* в меотисе меньше, чем в сармате. Пока неизвестно ни одного вида, продолжительность существования которого была бы ограничена меотисом. Из 4 вымерших видов 3 обитали и в сарматском водоеме (*N. adamii* Pant., *N. incomperata* var. *fossilis* Pant., *N. lyra* var. *irregularis* Miss.), а *N. neumayeriana* Pant. известна также из плиоцена Венгрии.

Таким образом, отмечая преемственность меотических видов рода *Navicula* от сарматских, следует подчеркнуть, что она почти не касается вымерших видов. 11 современных представителей рода, обитавших в меотическом бассейне, общие с сарматскими. По отношению к солености воды меотические представители рода близки к сарматским и в подавляющем большинстве представлены морскими и солоноватоводно-морскими видами. Представляет интерес в меотисе солоноватоводная *N. pennata* var. *pontica* Mer., ныне обитающая в Черном, Азовском и Каспийском морях и являющаяся эндемиком южных морей СССР. Нахождение остатков этой водоросли в меотических отложениях позволяет считать ее реликтом.

Миоценовая флора Дальнего Востока, исследованная А. П. Жузе (1952), А. И. Моисеевой (1959, 1967а, б, 1968а, б), Шешуковой-Порецкой (1961, 1967), Т. Ф. Козыренко и В. С. Шешуковой-Порецкой (1967) и другими, не богата представителями рода *Navicula* по сравнению с синхронной флорой средиземноморской палеобиогеографической области. Как отмечает Моисеева (1968б) для Приморского края, представители подпорядка *Diraphineae* вообще существенной роли во флоре миоценового времени не играли. Следует ли это объяснять тем, что род *Navicula* имеет средиземноморское тепловодное происхождение (учитывая богатство его в миоцене Каспийско-Черноморской области) и что широкое развитие его на Дальнем Востоке произошло позже, в плиоцене? Действительно, в плиоцене Дальнего Востока этот род богаче, чем в миоцене. Другое объяснение этого факта можно видеть в том, что исследованная миоценовая флора Дальнего Востока охватывает только планктон и поэтому бентосные виды здесь случайны и немногочисленны. Действительно, миоценовые отложения Сахалина и Камчатки, исследованные Шешуковой-Порецкой (1967), являются отложениями несколько удаленного от берега участка моря. Это подтверждается и высоким процентом в них планктонных видов (42% планктонных и помимо них еще 26% видов, принадлежность которых к определенным биоценозам неясна). В противоположность этому миоценовые отложения юга СССР относятся к заливам и мелководным районам моря, в них 74% составляют бентосные диатомеи (Макарова и Козыренко, 1966).

В морской позднемиоценовой флоре Дальнего Востока роль рода *Navicula* была невелика. Представители его составляли менее 1% от общего числа видов и были представлены 3 вымершими и 11 современными ви-

дами и разновидностями; среди последних 2 морские диатомеи сохранились в дальневосточных морях (*N. lyra* Ehr. var. *lyra, N. spectabilis* Greg.). Интересно наличие среди них арктического вида *N. glacialis* Cl. и очень редкой разновидности *N. reichardtii* var. *tschuktschorum* Cl. Заслуживают внимания и вымершие виды в указанной флоре, которых всего 3. Один из них существует со среднего миоцена, когда наблюдалось его обильное развитие, это *N. rouxioidea* Sheshuk., по-видимому, вымершая на границе позднего миоцена—раннего плиоцена. В противоположность этому угасающему в конце миоцена виду две другие диатомеи — *N. hennedyi* var. *luxuosa* A. Cl. и *N. jamalinensis* var. *simiaevultus* (Brun.) Cl. — продолжали существовать и в плиоценовом дальневосточном море. Сравнение состава рода в морском миоцене Дальнего Востока и миоцене Черноморско-Каспийской области выявило 5 общих видов, широко распространенных и поэтому интереса не представляющих. Род *Navicula* в морском плиоцене Дальнего Востока характеризовался доминированием широко распространенных морских и солоноватоводных видов; лишь в отложениях опресненной лагуны у о. Итуруп найдены панцири пресноводно-солоноватоводных диатомовых.

Ограниченные данные о диатомеях из рода *Navicula* имеются по миоцену Зап. Сибири (Шешукова-Порецкая и Короткевич, 1962). В миоценовых отложениях по р. Тым обнаружены панцири двух представителей этого рода — *N. confervacea* Ktz. и *N. gastrum* var. *signata* Hust. Первый вид представляет интерес, так как до исследования Шешуковой-Порецкой и Короткевич (1962) он считался тропическим по происхождению и его распространение ныне в водоемах Европы рассматривали как результат механического заноса вместе с тропическими растениями (Hustedt, 1961—1966 : 205).

Оригинален, хотя и не богат видами род *Navicula* в пресноводных миоценовых водоемах Дальнего Востока. Здесь он ограничен 9 видами, панцири которых найдены в миоценовых отложениях Приморского края (Жузе, 1952; Моисеева, 1967а), 8 из них обнаружены в районе западного берега оз. Ханко. Среди последних вымершие — *N. jimboi* Pant. var. *jimboi*, *N. jimboi* var. *cymbelloides* Jouse, *N. bituminosa* var. *chankensis* Jouse. Первая — *N. jimboi* Pant. var. *jimboi* доминировала количественно и является специфичным миоценовым видом, известным также из миоцена Венгрии (Pantocsek, 1903—1905) и Японии (Okuno, 1952). Остальные 3, по-видимому, являются эндемиками миоценового оз. Ханко. Хотя эти диатомеи по количественному развитию существенной роли в ханкайской флоре не играли, но включены в состав характерного комплекса (Моисеева, 1959) благодаря некоторым морфологическим особенностям. Они выражаются в постоянно наблюдающейся асимметрии панциря, по его продольной оси, приближающей их несколько к роду *Cymbella*. Подобная асимметрия современных представителей рода *Navicula* чрезвычайно редка и по нашим наблюдениям сохранилась лишь у некоторых современных байкальских видов этого рода. Из видов, сохранившихся в современных водоемах, следует отметить *N. arguens* Skv., ныне обитающую в оз. Байкал и в р. Колыме (Skvortzow, 1937; Комаренко, 1960).

Итак, в миоценовых водоемах, существовавших на территории СССР, обитало 134 вида, разновидностей и форм *Navicula*, по имеющимся в настоящее время данным преимущественно распространенных на юге СССР (где встречено наибольшее число видов).

По экологическим свойствам род *Navicula* в миоцене был весьма разнообразен, включал большое число морских и пресноводных видов, а также солоноватоводных представителей (см. таблицу). Местом обитания рода являлся бентос морей и озер (включая одно горное); только один вымерший вид предположительно обитал в планктоне дальневосточного миоценового моря.

Представителей миоценового рода *Navicula* по продолжительности их существования можно отнести к трем основным группам: 1) типично миоценовые виды, вымершие в конце миоцена—начале плиоцена, их

Возраст	Число видов и разновидностей					
	общее количество	количество вымерших	количество современных			
			морских	солоноватоводных	пресноводных	неизвестной экологии [1]
Неоген в целом	186	54	43	10	71	8
Плиоцен	88	14	11	3	55	5
Миоцен	137	46	34	7	47	3
Палеоген . . .	8	6	2	—	—	—

всего 43; среди них основное место занимают сарматские виды; 2) миоценовые виды, вошедшие в состав плиоценовой флоры немногочисленны, их всего 3 — *N. jamalinensis* var. *simiaevultus* (Brun.) Cl., *N. hennedyi* var. *luxuosa* A. Cl. и *N. zichyi* Pant. var. *zichyi*; 3) миоценовые виды, продолжающие существовать и в современных водоемах, их всего 91. Таким образом, можно считать, что миоценовый род *Navicula* почти на 66% сохранился в современных водоемах. Сравнение миоценовых и современных представителей рода *Navicula* убеждает в том, что миоценовые виды имели очень большое значение в формировании этого рода в современных морях и пресных водоемах.

Диатомиты плиоценового возраста в СССР имеют меньшую мощность и встречаются реже. Изучены они в СССР в настоящее время значительно слабее миоценовых и в ограниченном числе пунктов. Морские плиоценовые отложения, в составе которых имеются представители рода *Navicula*, в основном исследованы на Дальнем Востоке, единичные данные имеются для древнего Каспийского бассейна — по среднему и нижнему течению р. Урал. Пресноводная плиоценовая флора, включающая виды рода *Navicula*, обнаружена в Грузии, Армении, Прибайкалье, в Приморском крае, на Камчатке. Общее число представителей рода *Navicula* в плиоцене СССР достигает 88, т. е. несколько меньше, чем в миоцене. Уменьшение объема рода в плиоцене можно отнести за счет малой изученности диатомей этого возраста. Имеет значение и то, что в некоторых работах, посвященных плиоцену, приводятся не полные списки найденных диатомовых, а лишь руководящие комплексы.

Большая часть плиоценовых представителей рода, известных в настоящее время, являются пресноводными. 10 видов и форм рода *Navicula*, составляющих около 17% в выявленной флоре, известно из плиоцена Грузии (Порецкий, 1940, 1953б) и 23 (около 12%) из Армении (Милановский, 1952; Порецкий, 1953а; Головенкина, 1967). Общими для плиоцена Грузии и Армении являются 5 видов. Всего для плиоцена Закавказья известны 31 вид и форма этого рода; из них 3 вымершие — *N. pseudorhynchocephala* Poretzk. *N. oblonga* f. *triundulata* Poretzk. и *N. rostellata* f. *arsniensis* Poretzk. являются типично плиоценовыми диатомовыми. Остальные относятся к широко распространенным видам, обитающим ныне в континентальных водоемах по всей территории СССР.

Пресноводная флора, обнаруженная А. А. Журавлевой (1936) в плиоцене Прибайкалья (Тункинская котловина), носит смешанный характер, в ней сочетаются пресноводные и морские элементы. Род *Navicula* в этой флоре насчитывает 13 видов и разновидностей, составляя около 20% от общего числа выявленных диатомей. Большинство видов пресноводные, за исключением одного морского — *N. monilifera* var. *heterosticha* Cl. Особо следует выделить нахождение в этой флоре *N. poretzkyi* Jouravleva, по-видимому, специфичную для плиоцена, но описанную по единственному экземпляру. Интерес представляет так же диатомея, обозначенная автором как *N. gastrum* var. *punctata* var.?, для которой отмечается сходство

[1] Определены со знаком открытой номенклатуры.

с миоценовой разновидностью *N. jimboi* Pant. var. *jimboi*. Близка к ней и разновидность *N. jimboi* var. *cymbeiloides* Jouse, описанная А. П. Жузе (1952) из миоценовых отложений оз. Ханко. В плиоцене Прибайкалья обнаружен еще один вымерший на территории СССР представитель рода — *N. exigua* var. *elliptica* Hust., встречающийся еще с тортона.

В плиоцене Дальнего Востока отложения, содержащие панцири пресноводных диатомей из исследуемого рода, найдены в Приморском крае (Барановское месторождение, — Жузе, 1952), в среднем течении р. Суйфун (Моисеева, 1959, 1960, 1967а, б, 1968а, б) и на Камчатке (Головенкина, 1964; Лупикина, 1965, 1968). Пресноводная плиоценовая флора Дальнего Востока довольно богата видами рода *Navicula*, число которых доходит до 40, из них 5 вымерших. Среди последних представляют интерес специфичные элементы, распространение которых ограничено плиоценом Южного Приморья, — такие как *N. americana* f. *delicatula* Moiss., *N. amygdalina* f. *tenera* Moiss., или плиоценом Камчатки — *N. citriformis* Lupik. Из остальных диатомей следует отметить *N. gastrum* var. *signata* Hust. и var. *minor* Krasske, вымершие только на территории СССР, и *N. gastriformis*, обитающую ныне лишь в водоемах Средней Азии и Суматры. В пресноводной плиоценовой флоре Приморья наибольшего количественного развития достигала *N. scutelloides* W. Sm. var. *scutelloides*. Род *Navicula* играл заметную роль в пресноводной плиоценовой флоре Приморского края, составляя около 25% от общего числа ее видов.

Морские плиоценовые представители рода *Navicula*, обнаруженные в нижнем и среднем течении р. Урал, обитали в акчагыльском и апшеронском водоемах, существовавших на территории Каспийского моря (Куппова, 1957; Куппова и Парамонова, 1968). К сожалению, эти авторы не приводят полностью списка выявленных диатомей, ограничиваясь лишь списками руководящих форм. В акчагыле из 33 видов, входящих в руководящие комплексы, 4 относятся к роду *Navicula*. Среди них лишь один вымерший вид, продолжительность существования которого ограничена неогеновым временем. Остальные виды известны и в современных водоемах, но лишь одна диатомея *N. digitoradiata* (Greg.) A. S. var. *digitoradiata* сохранилась в современном Каспийском море. Пресноводный широко распространенный вид *N. tuscula* (Ehr.) Grun. var. *tuscula* приводится для руководящего комплекса отложений опресненного апшеронского водоема (Куппова и Парамонова, 1968), состоящего из 11 видов.

Для рода *Navicula* в морском плиоцене Камчатки и Сахалина известно 19 видов; 7 из них вегетируют и в современных дальневосточных морях, это *N. distans* (W. Sm.) Ralfs, *N. glacialis* Cl., *N. hennedyi* W. Sm. var. *hennedyi* и др. Точное систематическое положение шести диатомей до сих пор неясно, и они обозначаются со знаком открытой номенклатуры. Роль рода в выявленных плиоценовых флорах (Гапонов, 1927; Забелина, 1934; Шешукова-Порецкая, 1961, 1967) невелика, так как в основном исследовались отложения планктона. Только 2 вида — *N. distans* (W. Sm.) Ralfs и *N.* aff. *baccata* Brun. — относятся к доминирующему комплексу этолонской свиты северо-западного побережья Камчатки. Большинство видов является широко распространенными морскими и в меньшей степени солоноватоводными.

Наблюдается преемственность от миоценовых представителей рода, известных в этом районе. Она выражается в наличии 5 общих видов; среди них 3 морских современных вида — *N. distans* (W. Sm.) Ralfs, *N. glacialis* Cl., *N. forcipata* Grev. var. *forcipata* с преимущественно северным распространением, 2 вымершие диатомеи — *N. hennedyi* var. *luxuosa* A. Cl. и характерная для морского неогена Дальнего Востока и Японии *N. jamaliensis* var. *simiaevultus* (Brun.) Cl.

Итак, плиоценовый род *Navicula*, по объему несколько уступая миоценовому, все же имел широкое распространение на территории СССР и был разнообразен по экологическому составу (см. таблицу). Представители его имели большое значение для формирования рода в пресноводных водоемах Закавказья, Дальнего Востока и в дальневосточных морях.

По продолжительности существования представители рода *Navicula*, известные с плиоцена, относятся к следующим трем группам:

1) типично плиоценовые диатомеи, вымершие в конце плиоцена, — их всего 10; из них 7 являются эндемиками плиоценовых пресноводных водоемов, это *N. oblonga* f. *triundulata* Poretzk., *N. pseudorhynchocephala* Poretzk., *N. rostellata* f. *arsniensis* Poretzk., *N. poretzkyi* Jourav., *N. citriformis* Lupik., *N. americana* f. *delicatula* Moiss., *N. amygdalina* f. *tenera* Moiss.; эндемики плиоценовых морей для рода *Navicula* пока неизвестны; небольшое число плиоценовых диатомей исследуемого рода пока точно до вида не определено; возможно, часть их является также специфичными плиоценовыми водорослями;

2) плиоценовые виды, вошедшие в состав четвертичной флоры, — 2 вымершие редкие диатомеи — *N. bituminosa* Pant. var. *bituminosa*, *N. hennedyi* var. *luxuosa* A. Cl.;

3) плиоценовые диатомеи, сохранившиеся в современных континентальных водоемах и морях СССР, их 22, что составляет 25% от общего числа плиоценовых видов этого рода.

В целом род *Navicula* в палеогене и неогене СССР представлен 194 видами, разновидностями и формами, из которых 8 относятся к палеогену и 186 к неогену. Палеогеновые диатомеи на территории СССР вымерли. Неогеновые виды рода *Navicula* сохранились в современных морях и континентальных водоемах в значительном количестве (более 70%). Наблюдаются различия во времени формирования рода *Navicula* в южных и дальневосточных морях СССР. В южных морях род *Navicula* в основных чертах сформировался в сарматское время, в меотисе и плиоцене лишь пополнялся и обогащался отдельными видами, тогда как в дальневосточных морях временем формирования рода *Navicula* пока следует предположительно считать плиоцен. В пресноводных водоемах род *Navicula* сформировался также в плиоцене. В современном роде *Navicula* в СССР миоценовые представители составляют 15% и плиоценовые 3.5%.

ЛИТЕРАТУРА

Гапонов Е. А. (1914). Ископаемые диатомовые водоросли из сарматских слоев севера Таврической губ. Зап. Новоросс. естествоиспыт., XXXIX. — Гапонов Е. А. (1915). Ископаемые диатомовые водоросли из нижнесарматских слоев Подолии. Ежегодн. по геолог. и минералог. России, 17, 1—3. — Гапонов Е. А. (1924). Об исследовании диатомсодержащей породы из села Липкан (Предварит. сообщ.). Журн. н.-и. кафедр в Одессе, 1, 10—11. — Гапонов Е. А. (1927). Ископаемые диатомовые водоросли полуострова Камчатки. Матер. по геолог. и полезн. ископ. Дальнего Востока, 49. — Гасанова М. С. (1968). К стратиграфии миоценовых отложений Кобыстана (Восточный Азербайджан). В сб.: Ископаемые диатомовые водоросли СССР. — Глезер З. И. и В. С. Шешукова-Порецкая. (1968). Позднеэоценовые диатомовые, золотистые и перидиниевые водоросли и эбриидеи северо-восточной окраины Украинского кристаллического массива. Палеонтолог. сборн., 5, 1. — Глезер З. И. и В. С. Шешукова-Порецкая. (1969). К истории формирования позднеэоценовой морской диатомовой флоры Украины. Вестн. ЛГУ, 9, сер. биолог., 2. — Головенкина Н. И. (1964). Материалы к изучению диатомовых водорослей из неогеновых континентальных отложений Камчатки и района г. Магадана. Матер. по геолог. и полезн. ископ. Северо-Востока СССР, 17. — Головенкина Н. И. (1967). Интересные и редкие диатомовые водоросли из неогеновых континентальных отложений сисианского района Армянской ССР. Новости систематики низш. раст. — Диатомовый анализ. (1949, 1950). I, III. — Жузе А. П. (1952). К истории диатомовой флоры оз. Ханка. Тр. Инст. географ., 51. — Жузе А. П. (1954). О диатомовых третичного возраста в донных осадках дальневосточных морей. Тр. Инст. океанолог. АН СССР, 9. — Жузе А. П. (1960). Морские диатомовые водоросли неогенового возраста. В кн.: Дочетвертичная микропалеонтология. — Жузе А. П. (1962). Стратиграфические и палеогеографические исследования в северо-западной части Тихого океана. — Журавлева А. А. (1936). Ископаемые диатомовые Тункинской котловины (Прибайкалье). Тр. Нефтян. геол.-развед. инст., сер. А, 78. — Забелина М. М. (1934). Диатомовые водоросли третичных отложений восточного побережья Камчатки. Тр. Нефтян. геол.-развед. инст., сер. А, 48. — Козыренко Т. Ф. (1958, 1959). К диатомовой флоре верхнемиоценовых отложений степного Крыма. Вестн. ЛГУ, I, 15, сер. биолог., 3; II, 21, сер. биолог., 4. — Козыренко Т. Ф. (1961). О морфологической изменчивости некоторых верхнемиоценовых видов диатомовых водорослей. Бот. матер. отд. споров. раст. БИН АН СССР, XIV. — Козыренко Т. Ф., В. С. Шешукова-

Порецкая. (1967). Материалы к изучению диатомовых водорослей неогена южных курильских островов. Вестн. ЛГУ, 21, сер. биолог., 4. — Комаренко Л. Е. (1960). Диатомовые водоросли р. Колыма. Изв. Сиб. отд. АН СССР, 3. — Куп-цова И. А. (1957). Диатомовые акчагыльских отложений г. Уральска. ДАН СССР, 113, 6. — Купцова И. А., Н. В. Парамонова. (1968). Диатомеи акчагыльских и апшеронских отложений Прикаспийской низменности. В сб.: Ископаемые диато-мовые водоросли СССР. — Лупикина Е. Г. (1965). Новые и интересные водо-росли из эрмановских отложений Западной Камчатки. В сб.: Новости систематики низш. раст. — Лупикина Е. Г. (1968). К характеристике плиоценовой и плей-стоценовой диатомовой флоры Тагильского района Западной Камчатки. В сб.: Ископаемые диатомовые водоросли СССР. — Макарова И. В. (1960). К флоре диато-мовых водорослей неогена Таманского полуострова. Вестн. ЛГУ, 3, сер. биолог., 1. — Макарова И. В. (1961). О находке диатомовых водорослей в мэотических отложениях Причерноморья. Бот. матер. отд. споров. раст. БИН АН СССР, 14. — Макарова И. В. (1965). Новые данные о флоре диатомовых водорослей неогена Таманского полуострова. В сб.: Новости систематики низш. раст. — Мака-рова И. В., Т. Ф. Козыренко. (1966). Диатомовые водоросли из морских миоценовых отложений юга европейской части СССР и их значение для страти-графии. — Милановский Е. Е. (1952). Новые данные о строении неогеновых и четвертичных отложений бассейна оз. Севан. Изв. АН СССР, сер. геолог., 4. — Милованова И. В. (1955). Новые и интересные диатомовые из неогена Таман-ского полуострова. Бот. матер. отд. споров. раст. БИН АН СССР, 10. — Мои-сеева А. И. (1959). Флора диатомовых водорослей верхнетретичных отложений бассейна оз. Ханка и р. Суйфун и ее стратиграфическое значение. Информ. сборн. ВСЕГЕИ, 10. — Моисеева А. И. (1960). Флора диатомовых водорослей верхнетре-тичных отложений Приморского края и ее стратиграфическое значение. В кн.: До-четвертичная микропалеонтология. — Моисеева А. И. (1967а). О биостратигра-фическом и палеогеографическом значении пресноводных неогеновых диатомовых водорослей. Тр. ВСЕГЕИ, нов. сер., 129. Биостратиграф. сборник, 3. — Мои-сева А. И. (1967б). Континентальные неогеновые диатомовые водоросли юга Дальнего Востока и их стратиграфическое значение. В сб.: Стратиграфия и палеон-тология мезозойских и палеоген-неогеновых континентальных отложений азиат-ской части СССР. — Моисеева А. И. (1968а). История изучения и видовой состав неогеновых пресноводных диатомовых водорослей Дальнего Востока. В сб.: Мезо-зойские и кайнозойские озера Сибири. — Моисеева А. И. (1968б). Неогеновая континентальная флора диатомей Приморского края. В сб.: Ископаемые диатомовые водоросли СССР. — Оксіюк О. П. (1960). Діатомовий аналіз бурого вугілля з Вино-градівського району Закарпатської області. Укр. бот. журн., 17, 1. — Порец-кий В. С. (1940). Предварительные данные о микроскопическом составе диатомита Нурнусского месторождения (Армения). Тр. Севанск. гидробиолог. ст. Арм. ФАН СССР, 6. — Порецкий В. С. (1953а). Ископаемые диатомовые водо-росли Нурнуса и Арзни Ереванского района Армянской ССР. В кн.: Диатомовый сборник. — Порецкий В. С. (1953б). Ископаемые диатомовые водоросли Кисатиби Ахалцихского района Грузинской ССР. В кн.: Диатомовый сборник. — Портня-гина-Пшеничная Л. А. (1961). О диатомеях из верхнетортонских отложений с. Подгорцы (юго-западная окраина Русской платформы). Геолог. сборн. Львовск. геолог. общ. при Львовск. унив., 7—8. — Прошкина-Лавренко А. И. (1960а). Новые и интересные диатомовые водоросли из меотических отложений Причерно-морья. Бот. матер. отд. споров. раст. БИН АН СССР, XIII. — Прошкина-Лав-ренко А. И. (1960б). К эволюции диатомовых водорослей. Бюлл. МОИП, 65, отд. биолог., 5. — Пшеничная Л. А. (1954). О диатомеях нижнесарматских от-ложений окрестностей г. Шумска. Бюлл. Наук. студ. конф. 1954 року. Изд. Львовски унив., 2. — Савченко А. С. (1911). Ископаемые диатомовые водоросли Таманского полуострова. Изв. Киевск. студенч. кружка исслед. прир., 1. — Успенська Ю. М. (1935). Копальні діатомові водорості харківського поверху околиц м. Харкова. Зап. Науково-дослід. інст. геол. Харківськ. унів., V, 1. — Шешукова-Порец-кая В. С. (1961). Диатомовые водоросли некоторых свит морского неогена Кам-чатки. Вестн. ЛГУ, 15, сер. биолог., 3. — Шешукова-Порецкая В. С. (1967). Неогеновые морские диатомовые водоросли Сахалина и Камчатки. — Шешукова-Порецкая В. С., З. И. Глезер. (1962). Диатомовые водоросли, силикофлагел-латы и эбриидеи из майкопских отложений с р. Шибик (Краснодарский край). Уч. зап. ЛГУ, 313, сер. биолог. наук, 49. — Шешукова-Порецкая В. С., О. С. Коротке вич. (1962). Неогеновая диатомовая флора с реки Тым (Запад-ная Сибирь). Докл. палеобот. конф., Томск. — Шишова З. А. (1955). Новые данные по изучению диатомовых водорослей миоценовых отложений Апшеронского полу-острова. ДАН АзербССР, 11, 6. — Grove E., a. G. Sturt. (1886—1887). On a fossil marine diatomaceous deposit from Oamaru, Otago, New Zealand, I—IV, Journ. Quek. Microsc. Cl., ser. 2, II, 16 (1886); III, 17 (1887), 19 (1887a—c). — Hustedt F. (1961—1966). Die Kiesealgen Deutschlands, Österreichs und der Schweiz, 3. — 1—4. In: Rabenhorst's Krypt. Flora, VII. — Lohman K., Andrews. (1968). Late Eocene Nonmarine Diatoms from the Beaver Divide Area Fremont Country, Wyoming. Contrib. Palentol. Geol. Survey professional paper, 593. — Missuna A. (1913). Beitrag zur Kenntniss der fossilen Diatomeen Südrusland. В сб. в честь 25-летия научн. деятель-ности В. И. Вернадского. — Okuno H. (1952) Atlas of fossil diatoms from Japanese diatomite deposits. — Pantocsek J. (1902). Die Bacillarien der Kleibschiefers von

Kertsch. Зап. СПб. Минералог. общ., II, 39, 2. — Pantocsek J. (1903—1905). Beschreibung neuer Bacillarien welche in der Pars III der «Beiträge zur Kenntniss der fossilen Bacillarien Ungarns». — Schrader H.-I. (1969). Die pennaten diatomeen aus dem obereozan von Oamaru, Neueseland. Beihefte Nova Hedwigia, 28. — Skvortzow B. W. (1937). Bottom Diatoms from Olhon gate of Baikal lake, Siberia. Philippine Journ. Sci., 62, 3. — Witt O. (1886). Über den Polierschiefer von Archangelsk—Kurojedovo in Gouvernement Simbirsk. Verh. Russ. Mineralog. Ges., 2, 22.

Институт ботаники
Академии наук
Азербайджанской ССР,
г. Баку.

(Получено 1 XII 1970).

SUMMARY

It was shown by the analysis of the taxonomic composition, the distribution and the ecological characteristics of the diatoms belonging to the genus *Navicula* in the Palaeogene and the Neogene of the U. S. S. R., that the specific diversity was the greatest in the Miocene, particularly in the Sarmatian. Out of 137 species of Miocene diatoms belonging to this genus 46 were extinct by the end of the Miocene. 88 marine and fresh-water representatives of *Navicula* are known from the Pliocene, 14 of which are also extinct. All the 8 species of *Navicula* representing this genus in the Palaeogene within the limits of the present area of the U.S.S.R. are entirely extinct. It is assumed, that the genus *Navicula* in the southern seas of the U. S. S. R. in its general outline was formed in the Miocene, while in the Far-Eastern seas and in the fresh-water of the U. S. S. R. it was formed in the Pliocene. The proportions of the Miocene and the Pliocene representatives in the recent genus *Navicula* in the U. S. S. R. are 15% and 3.5% respectively.

УДК 581.4 : 581.331.2 : 582.893

Л. А. Алешина и В. М. Виноградова

МОРФОЛОГИЯ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН ВИДОВ РОДА *GRAMMOSCIADIUM* DC. *(UMBELLIFERAE)*

С 3 рисунками и 2 таблицами рисунков

L. A. ALIOSHINA AND V. M. VINOGRADOVA.
MORPHOLOGY OF THE POLLEN GRAINS IN THE SPECIES
OF THE GENUS *GRAMMOSCIADIUM* DC. (*UMBELLIFERAE*)

Впервые проведено детальное исследование пыльцевых зерен шести видов рода *Grammosciadium* DC. и составлен ключ для определения видов по их пыльцевым зернам. Для сравнения изучены пыльцевые зерна близких родов зонтичных.

Род *Grammosciadium* DC., распространенный в горах Передней Азии, насчитывает семь видов и одну разновидность (Виноградова, 1970). Объем рода и положение его в системе сем. Зонтичных до сих пор не выяснены. Бентам (Bentham, in Bentham a. Hooker, 1867) включал род *Grammosciadium* в род *Chaerophyllum* L. в качестве синонима. Буассье (Boissier, 1844, 1872) считал *Grammosciadium* самостоятельным родом и подразделял его виды на две группы в зависимости от наличия или отсутствия крылатых маргинальных ребер плода. Б. М. Козо-Полянский (1914, 1915) выделял эти две группы видов в качестве самостоятельных родов — *Grammosciadium* и *Stenodiptera* K.-Pol., причем первый из них он помещал в трибу *Ammineae* рядом с *Oenanthe* L. и *Falcaria* Bernh., а второй — в трибу *Peucedaneae* близко к роду *Ferula* L. Впоследствии Б. К. Шишкин (1950) включил оба рода в трибу *Scandiceae*, куда раньше род *Grammosciadium* относился многими систематиками. С. Г. Тамамшян и В. М. Виноградова (1969) помещают род *Grammosciadium* между трибами *Scandicinae* и *Caucalideae*. В своей системе рода *Grammosciadium* (Tamamschian a. Vinogradova, 1969) они разделяют его на два подрода — *Grammosciadium* и *Caropodium*, основываясь на морфолого-анатомических признаках плодов.

Палинологическое изучение видов рода *Grammosciadium* было предпринято нами как для обоснования вышеназванной системы рода, так и для установления его филогенетических связей. При изучении обширного сем. Зонтичных данным палинологии придается большое значение. Так, Серсо-Ларриваль (Cerceau-Larrival, 1962) на основании строения пыльцевых зерен представителей сем. Зонтичных наметила выделить отдельные трибы — *Scandicinae* и *Caucalideae* на основе подтриб Друде. К сожалению, ею были исследованы только средиземноморские роды зонтичных, потому переднеазиатский род *Grammosciadium* не попал в число исследованных ею родов.

Пыльцевые зерна видов *Grammosciadium daucoides* DC. и *Caropodium platycarpum* (Boiss. et Hausskn.) Schischk. (*G. platycarpum* Boiss. et Hausskn.), относящихся к двум выделенным нами подродам рода *Grammosciadium*, описаны в работе Т. Г. Цатурян (1948). Основываясь на очертании зерен, а также на толщине их экзины в полярной и экваториальной областях, Цатурян относит их к двум различным тканям пыль-

цевых зерен кавказских зонтичных: первый к типу *Scandix*, второй к типу *Conium*. Каких-либо других данных о пыльце рода в литературе нет.

Нами были исследованы пыльцевые зерна всех видов рода *Grammosciadium*, за исключением *G. haussknechtii* Boiss. и *G. pterocarpum* Boiss. var. *schischkinii* Vinogr. et Tamamsch.[1]

Оказалось, что пыльцевые зерна видов *Grammosciadium* трехборозднооорового типа, который характерен для большинства зонтичных, и имеют трехслойную экзину, а при поверхностном рассмотрении кажутся очень сходными (Cerceau-Larrival, 1962; Cerceau-Larrival и др., 1970).

Однако при детальном исследовании удалось выявить различия в форме и величине апертур и особенно в строении экзины. Экзина пыльцевых зерен видов *Grammosciadium* состоит из некзины, мэкзины и сэкзины, которая сложена подстилающим и стерженьковым слоями, перекрытыми покровом. Нэкзина очень тонкая, отчетливо заметна лишь в области апертур, где несколько утолщается. Мэкзина представлена плотным рыжеватым слоем, в полярной зоне по толщине обычно равна половине или трети вышележащих слоев, значительно утолщается в экваториальной зоне. Подстилающий слой тонкий. Стерженьковый слой состоит из палочковидных стерженьков. Покров толстый, на полюсах гладкий и по толщине равен половине мэкзинного или четверти стерженькового слоев; на экваторе волнистый. Скульптура экзины сглаженно-бугорчатая. Бугорки, обычно крупные на экваторе, по направлению к полюсам уменьшаются и совсем исчезают; на поверхности зерна бугорки проецируются округло-многоугольными пятнами. Наиболее крупные бугорки отмечены у *G. platycarpum* Boiss. et Haussk n. и *G. pterocarpum* Boiss., наиболее мелкие — у *G. daucoides* DC. и *G. cornutum* (Nabel.) C. C. Townsend.

Строение экзины в полярной зоне (рис. 1, *1*) отличается от ее строения в экваториальной зоне (рис. 1, *2*) не только количественно, но и качественно. Количественные изменения происходят за счет утолщения или утончения различных слоев экзины, а качественные — в результате значительного изменения толщины стерженьков и появления волнистости покрова. На полюсе стерженьки толстые, палочковидные, редко расположенные. На экваторе они становятся нитевидными, густо расположены. Покров, гладкий на полюсах, на экваторе обычно волнистый, а иногда и сильно волнистый. По строению экзины пыльцевые зерна рода разбиваются на три группы. Первую группу составляют *G. cornutum*, *G. daucoides* и *G. scabridum* Boiss., у них экзина пыльцевых зерен имеет одинаковую толщину по всей поверхности зерна. У этой группы видов в экваториальной зоне зерна наблюдается утолщение мэкзинного слоя в 1.5—2 раза, в то время как вышележащие слои сильно утончаются. Нитевидные столбики почти незаметны, покров гладкий; у *G. scabridum* покров слегка волнистый. Ко второй группе относятся *G. platycarpum* и *G. pterocarpum*. У пыльцевых зерен этой группы в экваториальной зоне экзина утолщается в 2—3 раза в результате увеличения толщины всех слоев экзины. Стерженьки нитевидные, четко выражены, покров волнистый. Строение экзины *G. pterocarpum* и *G. platycarpum* различается лишь по одному признаку. У *G. pterocarpum* происходит резкое утончение экзины при переходе из полярной зоны в экваториальную. Промежуточное положение между первой и второй группами занимает *G. macrodon* Boiss., который отнесен нами к третьей группе. У пыльцевых зерен этого вида экзина в экваториальной зоне утолщена незначительно, мэкзина утолщается в 1.5—2 раза (признаки первой группы), стерженьки нитевидные, четко выражены, покров сильно волнистый (признаки второй группы).

---

[1] Материал обрабатывался спиртовым (Wodehouse, 1935) и ацетолизным (Erdtman, 1943) методами. Препараты хранятся в споротеке Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. Рисунки сделаны авторами, микрофотографии выполнены в Лаборатории научно-прикладной фотографии и кинематографии АН СССР Б. Т. Шапковым.

Апертуры пыльцевых зерен рода *Grammosciadium* относятся к сложным бороздноооровым (рис. 2). Борозды обычно узкие,[1] короткие, с неровными краями, на конце переходящие в щель; у *G. macrodon* и *G. pterocarpum* борозды несколько расширяются у оры. Мембрана борозд гладкая, лишь у *G. macrodon* мелкозернистая. Оры экваториально вытянутые, большей частью эллиптические, с мэкзинным утолщением по краю, особенно отчетливо выраженным у *G. platycarpum*.

По строению апертур пыльцевые зерна *Grammosciadium* подразделяются на три группы. Первая группа объединяет *G. platycarpum* и *G. pterocarpum*. Для них характерны ясно выраженные, сжато-бороздные апертуры, причем у *G. pterocarpum* средняя часть оры почти закрыта заходящими на нее краями борозд. Вторую группу составляют *G. cornutum* и *G. macrodon*; ора пыльцевых зерен у них не закрыта краями борозд, по очертанию почти округлая у *G. cornutum* и эллипсоидальная у *G. macrodon*. К третьей группе принадлежат *G. scabridum* и *G. daucoides*; оры



Рис. 1. Строение экзины пыльцевых зерен *Grammosciadium* DC.

1 — строение в полярной зоне, *2* — в экваториальной зоне; *а* — нэкзина, *б* — мэкзина, *в* — подстилающий слой, *г* — стерженьковый слой, *д* — покров.

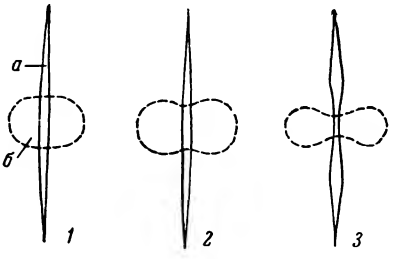


Рис. 2. Строение апертур пыльцевых зерен.

1 — *Grammosciadium cornutum* (Nabel.) C. C. Townsend, *2* — *G. scabridum* Boiss., *3* — *G. pterocarpum* Boiss.; *а* — борозда, *б* — ора.

их пыльцевых зерен обычно не закрыты краями борозд и лишь у 15—20% зерен наблюдается слабое нависание краев борозд над орой.

Группы, выделенные по строению апертур, не полностью соответствуют группам, выделенным по строению экзины. Однако и по строению апертур, и по строению экзины *G. pterocarpum* и *G. platycarpum* составляют группу близких видов.

Размеры пыльцевых зерен видов рода *Grammosciadium* несколько различны: полярная ось колеблется от 28.8 мк до 38.4 мк, экваториальный диаметр от 12.0 мк до 17.4 (18.0) мк. Самые крупные зерна имеет *G. platycarpum*, самые мелкие — *G. daucoides*.

При определении формы и очертания зерна зонтичных большое значение имеет отношение полярной оси (P) к экваториальному диаметру (E). В пределах семейства отношение P/E изменяется от 1 до 2.5, а иногда бывает и больше 2.5 (Cerceau-Larrival, 1962, 1965). Пыльцевые зерна *Grammosciadium* продолговато-эллипсоидальные, длинно-полярно-осевые. Наименьшее P/E=2 (у *G. pterocarpum*), наибольшее — 2.7 (у *G. scabridum*). В связи с этим в полярной проекции пыльцевые зерна встречаются редко, 4—6 зерен на препарат. Полярные очертания зерен при ацетолизной обработке округло-треугольные, при спиртовой — почти округлые. В очертании с экватора пыльцевые зерна *G. macrodon*, *G. platycarpum*, *G. scabridum* и *G. pterocarpum* сжатоэллиптические, причем у *G. macrodon* и *G. platycarpum* сжатие выражено более четко, у *G. daucoides* и *G. cornutum* зерна имеют эллиптические очертания. Очертания зерен устанавливались нами по внутреннему контуру эндэкзины, что впервые

[1] При спиртовой обработке пыльцевых зерен борозды в центральной части широкие, равны $^1/_3$ ширины оры.

было предложено Серсо-Ларриваль (1962). На наш взгляд, этот способ очень удобен для определения очертания пыльцевых зерен зонтичных.

На основании комплекса морфологических признаков пыльцевых зерен в пределах рода намечаются две обособленные группы (рис. 3). В первой группе параллельно с изменением контура зерен от эллиптического к сжатоэллиптическому шло утолщение экзины по экватору зерна. Во второй группе изменение контура зерен аналогично его изменению в первой группе, но утолщения экзины не наблюдается. *G. macrodon*, по-видимому, является промежуточным звеном между двумя группами и пока предположительно отнесен нами к первой группе.

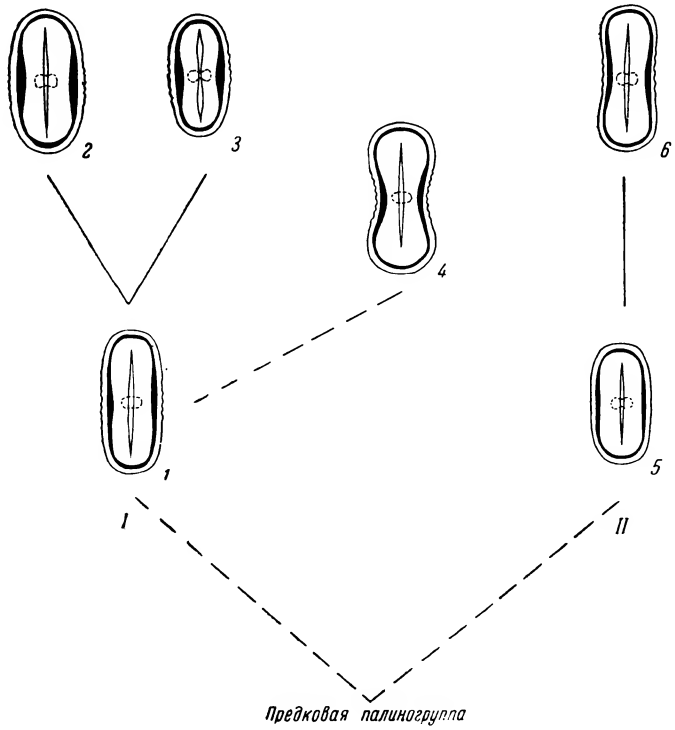


Рис. 3. Схема связей видов рода *Grammosciadium* DC. на основе строения пыльцевых зерен.

I группа: *1* — *G. cornutum* (Nabel.) C. C. Townsend, *2* — *G. platycarpum* Boiss. et Hausskn., *3* — *G. pterocarpum* Boiss., *4* — *G. macrodon* Boiss.; II группа: *5* — *G. daucoides* DC., *6* — *G. scabridum* Boiss.

Результаты палинологического изучения видов *Grammosciadium* подтверждают их принадлежность к одному роду. Однако система рода *Grammosciadium* не полностью согласуется с палинологическими данными. Так, например, *G. platycarpum*, выделенный в отдельный подрод *Caropodium* (Tamamschian a. Vinogradova, 1969), по строению пыльцевых зерен обнаруживает очень большое сходство с *G. pterocarpum* (подрод *Grammosciadium*, секция *Stenodiptera*) и вместе с ним составляет единую палинологическую группу. В подроде *Grammosciadium* палинологически обособлена лишь секция *Grammosciadium*. В секции *Macrodon* вид *G. cornutum* тяготеет к палиногруппе, включающей *G. platycarpum* и *G. pterocarpum*, в то время как *G. macrodon* не имеет четко выраженных признаков, характерных для какой-либо одной из палиногрупп рода.

Как уже указывалось выше, род *Grammosciadium* не имеет стабильного положения в системе зонтичных и относится то к трибе *Scandiceae* (De Candolle, 1829; Endlicher, 1839; Bentham, 1867; Boissier, 1872; Шишкин, 1950), то к трибе *Ammineae* (Drude, 1898; Козо-Полянский, 1915). Как мы уже упоминали, Тамамшян и Виноградова (1969) считают, что

Grammosciadium занимает промежуточное положение между трибами *Caucalideae* и *Scandiceae*; их мнение подтверждается и палинологическими данными. Поскольку это предположение основано на литературных источниках (Цатурян, 1948; Cerceau-Larrival, 1962), для его фактического подтверждения нами исследованы пыльцевые зерна ряда родов из трибы *Scandiceae* (*Chaerophyllum* L., *Scandix* L., *Myrrhis* Mill.) и трибы *Caucalideae* (*Caucalis* L., *Lisaea* Boiss., *Torilis* Adans.). Попутно были просмотрены пыльцевые зерна родов *Ferula* L., *Falcaria* Bernh. и *Oenanthe* L., сближаемых Б. М. Козо-Полянским (1915) с *Grammosciadium*. Наиболее сходными с пыльцевыми зернами *Grammosciadium* оказались зерна *Chaerophyllum* (табл. II, *7*, *см. вклейку в конце номера*),[1] которые особенно сходны с *G. macrodon* (табл. I, *1*, *2*). Интересно отметить, что у видов рода *Chaerophyllum* и у *G. macrodon* обнаружено большое сходство и по внутреннему строению плода. Подобно пыльцевым зернам родов *Scandix* и *Myrrhis* (табл. II, *13*), зерна *Grammosciadium* имеют короткие борозды, но отличаются от них своим очертанием, а также формой и размером оры. Представители трибы *Caucalideae* по строению зерен больше отличаются от *Grammosciadium*, чем роды из трибы *Scandiceae*. У пыльцевых зерен *Torilis* (табл. 11, *10*) наблюдается сильное утолщение экзины в экваториальной зоне зерна при очень маленькой оре. Род *Caucalis* (табл. II, *14—16*) имеет эллиптическую ору с заостренными латеральными частями, которая пересечена расширяющейся при пересечении оры бороздой. Для рода *Lisaea* (табл. II, *17*, *18*) характерны очень крупные размеры зерен, причем они имеют два стерженьковых слоя. Стерженьки нижнего слоя крупные, толстые, длинные, иногда разветвленные, стерженьки верхнего слоя тонкие, короткие, палочковидные, покров сильноволнистый. Отличны от пыльцевых зерен рода *Grammosciadium* и зерна *Ferula*, *Falcaria* и *Oenanthe* (табл. II) как своим очертанием, так и длиной борозд и формой оры. Таким образом, просмотренный нами материал говорит о близости рода *Grammosciadium* трибе *Scandiceae*, особенно роду *Chaerophyllum*.

Пыльцевые зерна зонтичных из геологических отложений обычно определяются только до семейства, реже до рода и вида (Diniz, 1969). По-видимому, это связано как с поверхностным сходством в строении зерен различных родов, так и с недостаточностью сведений о них. Приведенные в статье описание пыльцевых зерен *Grammosciadium daucoides* (типа рода) и ключ для определения видов рода *Grammosciadium* могут быть использованы палинологами-аналитиками.

Grammosciadium daucoides DC.

Пыльцевые зерна трехбороздноовые; продолговатые, в очертании с экватора почти эллиптические, с полюса округло-треугольные; полярная ось 28.8—30.0 мк, экваториальный диаметр 13.2—14.4 мк. Борозды короткие, 14.4—15.6 мк длины, узкие, вдвое расширяющиеся у оры, с неровными краями и заостренными концами; мембрана борозд гладкая; оры экваториально-вытянутые, эллиптические, 4.2—4.8 мк длины и 2.4—3.0 мк ширины со слегка утолщенным краем. Ширина мезокольпиума 7.2—8.4 мк. Экзина 1.8—2.4 мк; скульптура мелкобугорчатая, поверхность бугорков сильно сглажена, особенно на полюсах; на полюсах покров толстый, равен 1/4 стерженькового слоя, гладкий; стерженьки палочковидные, толстые, редко стоящие, косо расположенные; мэкзина равна половине стерженькового слоя, нэкзина тонкая; на экваторе покров толстый, почти гладкий, стерженьковый слой утончается, стерженьки тонкие, густо стоящие; мэкзина равна вышележащим слоям по толщине или слегка превышает их, нэкзина тонкая; цвет зерен желтый.

Исследованные образцы: Turkey. Malatya: Kangal-Hekimhan, 7.6.1960. Henderson 5387 (E).

[1] Таблицы помещены на вклейках в конце номера.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН ВИДОВ РОДА *GRAMMOSCIADIUM* DC.

1. П. з. трехбороздноооровые, продолговатые, с сильным утолщением экзины в экваториальной зоне; апертуры сжатобороздные . . . 2.
— П. з. трехбороздноооровые, продолговатые, без утолщения экзины в экваториальной зоне, апертуры не сжатобороздные . . . . . 3.
2 П. з. с полярной осью 37.2—38.4 мк и экваториальным диаметром 15.6—17.4 (18) мк. Экзина между полярной и экваториальной зонами не утончается; стерженьковый слой на экваторе утолщается в 2—2.5 раза . . . . . *G. platycarpum* Boiss. et Haussk. (табл. I, *16—18*).
— П. з. с полярной осью 27.6—31.2 мк и экваториальным диаметром 13.2—15.6 мк. Экзина между полярной и экваториальной зонами утончается; стерженьковый слой на экваторе утолщается в 1.5, изредка в 2 раза[1] . . . *G. pterocarpum* Boiss. (табл. I, *10—11*).
3 П. з. в очертании с экватора эллипсоидальные или слабо сжатоэллипсоидальные с полярной осью 28.8—33.6 мк и экваториальным диаметром 13.2—15.6 мк. Экзина утолщена равномерно, мэкзина на экваторе утолщается в 2—3 раза, стерженьковый слой сильно утончается, стерженьки почти не заметны . . . . . 4.
— П. з. в очертании с экватора сжатоэллипсоидальные, с полярной осью (30.0) 33.6—36.0 мк и экваториальным диаметром 12.0—14.4 мк. Экзина слабо утолщается на экваторе, мэкзина утолщается в 2—3 раза, стерженьковый слой утончается, стерженьки заметны . . . . . 5.
4 П. з. с полярной осью 28.8—30.0 мк и экваториальным диаметром 13.2—14.4 мк. Борозды с извилистыми краями, на концах не переходящие в щель; покров в экваториальной зоне почти гладкий . . . . . *G. daucoides* DC. (табл. I, *12—15*).
— П. з. с полярной осью 31.2—33.6 мк и экваториальным диаметром 14.4—15.6 мк. Борозды со слабоизвилистыми краями, на концах переходящие в щель; покров в экваториальной зоне волнистый . . . . . *G. cornutum* (Nabel.) C. C. Townsend (табл. I, *3*, *4*).
5 П. з. с полярной осью 34.8—36.0 мк и экваториальным диаметром 13.2—14.4 мк. Борозды расширяются в околооровой зоне, мембрана борозд редкозернистая; покров в экваториальной зоне сильно волнистый . . . . . *G. macrodon* Boiss. (табл. I, *1*, *2*).
— П. з. с полярной осью (30.0) 33.6—36.0 мк и экваториальным диаметром 12.0—13.2 мк. Борозды не расширяются в околооровой зоне, мембрана борозд гладкая; покров в экваториальной зоне слабоволнистый . . . . . *G. scabridum* Boiss. (табл. I, *5—8*).

ЛИТЕРАТУРА

Виноградова В. М. (1970). *Grammosciadium* DC. — эндемичный переднеазиатский род (*Umbelliferae*). Бот. журн., 55, 1. — Козо-Полянский Б. М. (1914). Предварительное обозрение родов *Umbelliferae* Крыма и Кавказа. Тр. Бот. сада Юрьевск. унив., 15, 2—3. — Козо-Полянский Б. М. (1915). К ревизии восточного рода *Grammosciadium* DC. Русск. бот. журн., 1—2. — Тамамшян С. Г. и В. М. Виноградова. (1969). К систематике рода *Grammosciadium* DC. (*Umbelliferae*). Бот. журн., 54, 8. — Цатурян Т. Г. (1948). Palynologia caucasica, II. Пыльца кавказских представителей семейства Зонтичных. Тр. БИН АН АрмССР, 5. — Шишкин Б. К. (1950). Флора СССР, VII. — Bentham G. a. J. Hooker. (1867). Genera Plantarum, 1, 3. — Boissier E. (1844). Plantae Aucherianae. Ann. Sci. Nat., III, ser. Bot., 2. — Boissier E. (1872). Flora orientalis, 2. — De Candolle. (1829). Observations sur la famille des Ombelliferes. Cellect. Mem. Mus. Nat., 5. — Cerceau-Larrival M.-T. (1962). Plantules et pollens d'Ombelliferes. Mem. Mus. Hist. Nat. (Paris), ser. B, 24. — Cerceau-Larrival M.-T. (1965). Le pollen d'Ombelliferes Mediterraneennes. Pollen at Spores, 7, 1. —

[1] Материал, собранный в Турции (Vilajet Konia. Antitauria. Bei Bereketlï-Maaden. Triften. 2000 m. 7.1906. Siehe, Mersina, n° 312 [LE]), содержал 90% деформированных зерен (табл. I, *19*).

Cerceau-Larrival M.-T., M. Hideux, L. Marceu et F. Roland. (1970). Cassure du pollen par les ultrasons pour l'etude structurale de l'etude au microscope electronique à balayage. C. R. Acad. Sci. (Paris), 270. — Diniz F. (1969). Ombelliferes Pliocenes de Rio Maior (Portugal). Naturalia monspeliensia, ser. Bot., 20. — Drude O. (1898). In A. Engler. Die natürlichen Pflanzenfamilien, III, abt. 7, 8. — Endlicher S. (1839). Genera Plantarum. — Erdtman G. (1943). An introduction to pollen analysis. — Tamamschian S. a. V. Vinogradova. (1969). *Grammosciadium* and *Caropodium* (*Umbelliferae — Apioideae*). Taxon, 5. — Wodehouse R. P. (1935). Pollen grains.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 21 XII 1970).

SUMMARY

In the course of the investigation of pollen morphology in the genus *Grammosciadium* some differences in the structure of the apertures and the exine were observed. The following two palynological groups are distinguished within this genus on the basis of a complex of morphological characters: I: *G. cornutum* (Nabel.) C. C. Townsend; *G. platycarpum* Boiss. et Hausskn.; *G. pterocarpum* Boiss.; II: *G. daucoides* DC.; *G. scabridum* Boiss. Apparently *G. macrodon* Boiss. in a conjunctive link between these two groups. Pollen grains most similar to those of *Grammosciadium* DC. are those of the representatives of the tribe *Scandiceae*, particularly of the genus *Chaerophyllum* L.

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582 : 001.4 : 582.736 : 56 (118)

М. Д. Узнадзе

К НОМЕНКЛАТУРЕ ТРЕТИЧНЫХ ВИДОВ *CERCIS*

M. D. UZNADZE. A CONTRIBUTION TO THE NOMENCLATURE OF THE TERTIARY SPECIES OF *CERCIS*

В связи с тем, что описанный мной третичный вид рода *Cercis* оказался в настоящее время без законного названия, для него предлагается новое название.

Cercis kryshtofovichii Usnadze, nomen novum. *Cercis turgaica* Usnadze, Узнадзе, 1957, Сб. памяти Криштофовича: 226, рис. 2, табл. VI, фиг. 6; Байковская в: Криштофович и Байковская, 1965, Сарматская флора Крынки: 86, табл. XXII, фиг. 14, рис. 32, non *Cercis turgaica* Usnadze ex Kiritchkova, Киричкова 1955: 148, табл. III, фиг. 1.

Тип: обр. 14, колл. 39 из верхнего олигоцена Сары-Булака, Узнадзе 1957, табл. VI, фиг. 6, рис. 2 — хранится в Ленинграде (ЦНИГР, музей).

Необходимость нового названия для этого вида обусловлена тем, что на два года раньше опубликования моей работы вышла статья А. И. Киричковой (1955), в которой под названием *Cercis turgaica* Usn. описан и изображен неполный отпечаток листа из олигоцена Акмолы. Этот отпечаток не может быть отнесен к тому же виду, что и отпечаток из Сары-Булака, так как у него отсутствует верхушка листа, имеющая существенное значение для диагностики видов *Cercis* по листьям, поскольку часть из них имеет выемчатую верхушку, а у другой части верхушка острая или даже с оттянутым кончиком. Кроме того, у отпечатка из Акмолы имеются признаки, существенно отличающие его от отпечатка из Сары-Булака — иная форма основания листа и почти в 2 раза меньший угол, под которым развернуты базальные жилки средней пары. Эти признаки несомненно свидетельствуют о принадлежности указанных отпечатков к разным видам. Поэтому название *C. turgaica* Usn. ex Kiritch., 1955, типом которого является отпечаток из Акмолы, не применимо к виду, установленному по отпечатку из Сара-Булака и опубликованному под поздним омонимом *C. turgaica* Usn., 1957. Этому виду мы даем новое название *Cercis kryshtofovichii* Usnadze.

ЛИТЕРАТУРА

Киричкова А. И. (1955). Флора верхов индрикотериевой свиты в Акмоле. Матер. по истории фауны и флоры Казахстана. 1. — Криштофович А. Н. и Т. Н. Байковская. (1965). Сарматская флора Крынки. — Узнадзе М. Д. (1957). Растительные остатки из континентальных третичных отложений Северного Приаралья. В сборнике памяти А. Н. Криштофовича.

Геологический институт
Академии наук Грузинской ССР,
г. Тбилиси.

(Получено 8 II 1971).

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.331.2 : 582.998

Р. К. Аскерова

О ПЫЛЬЦЕ НЕКОТОРЫХ РОДОВ ТРИБЫ *CICHORIEAE (COMPOSITAE)*

С 1 рисунком и 1 таблицей рисунков

R. K. ASKEROVA. ON THE POLLEN OF CERTAIN GENERA OF THE TRIBE *CICHORIEAE (COMPOSITAE)*

Изучена пыльца родов *Scorzonera*, *Tragopogon*, *Tourneuxia*, *Geropogon* и *Epilasia*, объединяющих в подтрибу *Scorzonerinae* трибы *Cichorieae* (*Compositae*). Пыльца рода *Scorzonera* отличается большой изменчивостью скульптуры оболочки. Пыльца рода *Tragopogon* монотипна, но хорошо отличается от пыльцы *Scorzonera* и двух других родов наличием остатков смежных стенок надпоровых лакун. Пыльцевые зерна родов *Tourneuxia* и *Geropogon* сходны с пыльцевыми зернами различных видов рода *Scorzonera* (первый род с *S. austriaca* Willd., второй — с *S. acanthoclada* Franch. и др.). Род *Epilasia* по строению пыльцевых зерен значительно отличается от всех четырех родов, но с пыльцой рода *Tragopogon* несколько сближается присутствием остатка смежных стенок надпоровых лакун.

В настоящей статье излагаются результаты изучения пыльцы группы родов, относящихся к подтрибе *Scorzonerinae* трибы *Cichorieae*.[1] Эта подтриба впервые была установлена Дюмортье (Dumortier, 1827), но в довольно широком объеме. Позднее Лессинг (Lessing, 1832) выделил из нее ряд родов, объединив их в подтрибу *Hypochaerinae*. Однако подтриба *Scorzonerinae* и после этого оставалась сборной. Сборность ее возросла еще больше в обработке Гофмана (Hoffmann, 1894). Он объединил *Scorzonerinae* и *Hypochaerinae* в одну подтрибу под названием *Leontodontinae*. Столь обширное понимание этой подтрибы сохранялось длительное время. Более полвека спустя Стеббинс (Stebbins, 1953) в своей классификации *Cichorieae* на основании ряда морфологических признаков (отсутствие жестокого опущения, параллельное жилкование листьев и др.) вновь восстановил подтрибу *Scorzonerinae*, включив в нее только три рода: *Scorzonera*, *Tragopogon* и *Tourneuxia*. Во «Флоре СССР» (1964) вместе с перечисленными родами к данной подтрибе отнесены также роды *Epilasia* и *Geropogon*.

Пыльцевые зерна родов трибы *Cichorieae* (в пределах подтриб, представленных во «Флоре СССР») в зависимости от положения апертур относительно лакун, с которыми они непосредственно связаны, подразделяются на три типа: I — апертуры расположены в закрытых поровых лакунах, II — апертуры расположены в открытых поровых лакунах, III — апертуры расположены между противолежащими надпоровыми лакунами (Аскерова, 1970а).

[1] Для изучения пыльцы были использованы в основном материалы гербария Института ботаники Академии наук Азербайджанской ССР и частично Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР.

В процессе изучения пыльцы трибы *Cichorieae* мы убедились, что пыльцевые зерна пяти названных выше родов имеют пыльцу III типа. Этим они отличаются от других родов, включавшихся ранее разными авторами в подтрибу *Scorzonerinae*.

Среди изученных родов наибольшее разнообразие в строении пыльцы обнаружилось у рода *Scorzonera*, самого крупного в подтрибе, насчитывающего около 170 видов. Для распознавания пыльцы трибы *Cichorieae* большое значение имеют такие признаки, как характер скульптуры, количество лакун, форма полярного утолщения. У пыльцевых зерен рода *Scorzonera* эти признаки подвержены значительной изменчивости. Пыльца одних видов (*S. pusilla* Pall., *S. tau-saghyz* Lipsch. et Bosse, *S. humilis* L.) имеет шиповатую скульптуру, у других (*S. mollis* M. B., *S. laciniata* L.) четко выражена ехинолофатная скульптура. Видам этого рода свойственны надпоровые, экваториальные, межпоровые и полярные лакуны в различных сочетаниях. Надпоровые лакуны имеются во всех пыльцевых зернах. Экваториальные и межпоровые лакуны образуются в зависимости от степени дифференциации скульптуры. Полярные лакуны появляются тогда, когда полярные утолщения полностью исчезают. Полярные утолщения также подвержены изменчивости: они могут быть сильно развиты и занимать всю полярную область, уменьшаться, или полностью исчезать.

В противоположность роду *Scorzonera* в роде *Tragopogon* (насчитывающем около 150 видов) пыльца обнаруживает стабильность своих признаков. Пыльцевые зерна этого рода характеризуются четко выраженной ехинолофатностью, постоянным количеством лакун (надпоровых, экваториальных и межпоровых) и полярными утолщениями определенной формы. Пыльцевые зерна этих двух родов различаются отчетливо. У пыльцы рода *Tragopogon* на линии экватора около апертур имеются остатки смежной стенки надпоровых лакун (см. рисунок, *2*), у пыльцевых зерен рода *Scorzonera* их нет (см. рисунок, *1*). Пыльца *Tragopogon* всегда имеет 15 лакун, как и некоторые виды *Scorzonera* (*S. parviflora* Jacq., *S. humilis* L. и др.), но у *Tragopogon* она всегда ехинолофатная, тогда как у упомянутых видов *Scorzonera* имеет шиповатую скульптуру.

У двух монотипных родов — *Geropogon* и *Tourneuxia* пыльца сходна с пыльцевыми зернами представителей рода *Scorzonera*. По морфологии пыльцы первый род сходен с *S. acanthoclada* Franch., второй — с *S. austriaca* Willd. (см. таблицу рисунок). В роде *Geropogon* пыльца с ехинолофатной скульптурой, надпоровыми, экваториальными, межпоровыми и полярными лакунами. Полярные утолщения редуцированы. В роде *Tourneuxia* пыльца имеет шиповатую скульптуру, надпоровые и экваториальные лакуны и сильно развитые полярные утолщения.

Пыльца рода *Epilasia* заметно отличается от пыльцы всех других родов этой подтрибы. В пыльцевых зернах этого рода, так же как у рода *Tragopogon*, около апертур имеются остатки смежной стенки надпоровых лакун, которые, однако, продолжаясь по экватору, переходят в экваториальные ребра (см. рисунок, *3*). По обе стороны ребер образуются околопоровые лакуны. Здесь присутствуют также надпоровые и межпоровые лакуны, экваториальные лакуны отсутствуют. Полярные утолщения редуцированы, они имеют вид небольших треугольничков. Следует отметить, что околопоровые лакуны и экваториальные ребра обычны для пыльцевых зерен родов с I и II типами пыльцы, а в пыльцевых зернах родов с III типом пыльцы до сих пор не были встречены. Присутствие их в роде *Epilasia* еще раз показывает, что при выделении типов пыльцы в трибе *Cichorieae* необходимо определять положение апертур относительно лакун, но не следует придавать значения количеству лакун и характеру их сочетаний. Это можно подтвердить следующим примером. Основываясь на классификации типов пыльцы трибы *Cichorieae*, построенной Водхаузом (Wodehouse, 1935) по принципу сочетаний лакун, пыльцу рода *Epilasia* нельзя отнести ни к одному из выделенных им трех типов.

Признаки строения пыльцы, в силу их консервативности, часто позволяют установить генетические связи между таксонами, нередко не совпадающие с первоначальными представлениями об их родстве. Взаимоотношения, выявленные нами на основании изучения пыльцы указанных выше родов, наглядно свидетельствует об этом.

Единственный вид рода *Geropogon* впервые был описан Линнеем (Linné, 1753) под названием *Tragopogon hybridum* и им же впоследствии (1763 г.) выделен в самостоятельный род. Во всех последующих работах его или снова включали в род *Tragopogon*, или же помещали рядом с ним. И действительно, по ряду признаков (однорядная обертка, суженный но-

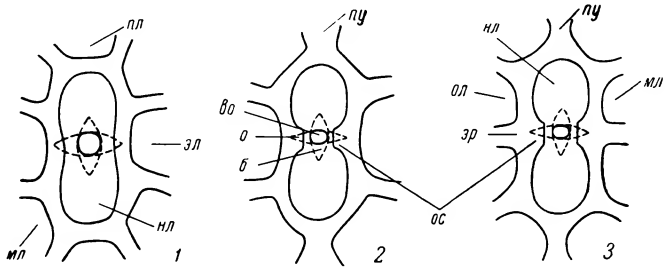


Схема строения пыльцевых зерен (в экваториальном положении) у некоторых родов подтрибы *Scorzonerinae*.

1 — *Scorzonera*, *2* — *Tragopogon*, *3* — *Epilasia*; *нл* — надпоровые лакуны, *эл* — экваториальные лакуны, *мл* — межпоровые лакуны, *пл* — полярные лакуны, *ол* — околопоровые лакуны, *пу* — полярные утолщения, *эр* — экваториальное ребро, *ос* — остатки смежной стенки, *б* — бороздки, *о* — оры, *во* — выходное отверстие.

сик семянок и др.) род *Geropogon* близок к *Tragopogon*. *Epilasia* Бунге (Bunge, 1851) первоначально включил в род *Scorzonera* в качестве секции. Позднее Бентам (Bentham et Hooker, 1873) выделил *Epilasia* в самостоятельный род, хотя и сближал его с родом *Scorzonera* по некоторым морфологическим признакам (спутанные волоски хохолка и др.).

Приступая к изучению этих родов, естественно было предположить, что по строению пыльцы *Geropogon* окажется близким к *Tragopogon*, а *Epilasia* — к *Scorzonera*. Однако, как видно из изложенного выше, по морфологии пыльцы *Geropogon* близок к *Scorzonera*, а *Epilasia* оказался довольно далеким от всех рассмотренных родов, и только благодаря остаткам смежных стенок надпоровых лакун он обнаруживает некоторое сходство с *Tragopogon*.

В палинологической литературе имеются краткие сведения о пыльце отдельных видов родов *Scorzonera* и *Tragopogon* (Wodehouse, 1953; Tarnavschi şi Mitroiu, 1959). В данной статье мы даем общую характеристику пыльцы этих родов. Описание пыльцы трех других родов подтрибы *Scorzonerinae* приводится впервые.

Род SCORZONERA L.

(таблица, *1—6, см. вклейку в конце номера*)

Пыльцевые зерна трех, четырехсложноапертурные, шаровидные, в очертании с полюса от округло-треугольных до треугольно-шестигранных, с экватора от округлых до восьмигранно-эллиптических, полярная ось 36—54 мк, экваториальный диаметр 30—60 мк; внешние апертуры бороздковидные или поровые, внутренние оровые, оры поперечные, с более или менее заостренными углами, выходное отверстие округленно-квадратное или овальное; экзина 2.5—9 мк толщины, многослойная; нэкзина 0.3—0.6 мк, мэкзина 0.5—1 мк толщины, у апертур наиболее утолщенная, сэкзина 1.5—7 мк толщины; скульптура шиповатая или ехинолофатная, шипы от треугольных до ланцетовидных, 1.5—5 мк длины; экваториальные ребра отсутствуют, поперечные ребра иногда имеются;

лакун 6—24: 6 надпоровых, 3—6 экваториальных, 6 межпоровых, 2—6 полярных, последние 3 могут отсутствовать; надпоровые лакуны в очертании шестигранные, экваториальные поперечно-вытянутоовальные или пятигранные, межпоровые пятигранные, полярные пяти- или шестигранные; полярные утолщения сильно развиты, шестигранные, усажены буграми или же полярные утолщения отсутствуют; текстура зернистая.

Описание составлено на основании изучения пыльцы 51 вида (Аскерова, 1969, 1970).

В пределах рода *Scorzonera* нами установлено 6 подтипов пыльцы, перечисленных ниже; пыльцевые зерна *S. humilis* относятся к подтипу *Humilis*.

Тип: *SCORZONERA HUMILIS* L.

Пыльцевые зерна трех-, реже четырехсложноапертурные, шаровидные, в очертании с полюса трехлопастно-округлые, с экватора округло-эллиптические, полярная ось 38—40 мк, экваториальный диаметр 40—42 мк; внешние апертуры бороздковидные, продолговатоовальные, 12—14 мк длины, 3—9 мк ширины, внутренние апертуры поперечные, с постепенно-заостренными углами, около 11 мк ширины, выходное отверстие эллиптическое, иногда с выступами в середине; экзина около 4 мк толщины, нэкзина 0.3—0.4 мк толщины, мэкзина до 0.5 мк толщины, в области апертур утолщается, сэкзина 3—4 мк толщины; столбиковый слой палочковидный, под шипами образуются короткие столбики; скульптура шиповатая, шипы треугольно-конусовидные, 2.5—3.5 мк длины; лакун (6) — 9: 6 надпоровых, 3 экваториальных; надпоровые лакуны в очертании овальные, экваториальные слабо очерченные, четырехгранно-эллиптические, с 5—10 (15) буграми в центре; полярные утолщения слабо очерченные; текстура зернистая.

Исследованные образцы: Карельск. перешеек, 7 VI 1957, А. Борисова; Moravia centrali, 27 V 1927, Skrivanek.

Род **TRAGOPOGON** L.

(таблица, 7)

Тип: *TRAGOPOGON PRATENSIS* L.

Пыльцевые зерна трехсложноапертурные, шаровидные, в очертании с полюса шестигранно-округлые, с экватора восьмигранно-эллиптические, полярная ось 32—37 мк, экваториальный диаметр 35—42 мк; внешние апературы бороздковидные, овальные, внутренние оровые, оры поперечные, узкощелевидные, выходное отверстие поперечное, овальное; экзина около 6—7 мк толщины, многослойная, нексина и мэкзина почти одинаковой толщины, около 0.5 мк, мэкзина у апертур утолщается, сэкзина около 4—5 мк толщины, скульптура ехинолофатная, шипы туповатотреугольные, около 1.5 —2 мк длины; экваториальные ребра отсутствуют; лакун 15: 6 надпоровых, 3 экваториальных, 6 межпоровых, надпоровые лакуны в очертании шестигранные, верхняя стенка параллельна остаткам смежной стенки, боковые сходятся под углом, экваториальные лакуны также шестигранные, верхние и нижние стенки параллельны, боковые сходятся под углом, межпоровые лакуны четырехгранно-поперечноовальные; полярные утолщения шестигранные, усажены буграми; текстура зернистая.

Исследованные образцы: Украина, Остерский район, 14 VIII 1930, Левина; Болгария, Bojana, 14 VII 1930, Stamenoff.

Примечание: Кроме пыльцы *T. pratensis*, являющегося типом рода, изучена также пыльца ряда представителей большинства секций, представленных во «Флоре СССР» (см. таблицу в тексте).

Морфологические особенности пыльцевых зерен видов рода *Tragopogon*

Виды	Размеры полярной оси и экваториального диаметра (в мк)	Длина (в мк) и форма шипов	Исследованные образцы	Примечание
Tragopogon dubius Scop. . .	49×52	3, изогнуто-шиловидные	Азербайджан, Геокчай, 7 V 1940, А. Гроссгейм	Тип секции *Majores*
T. kemulariae Kuthath. . . .	(36) 34×39	0.5, треугольные	Кавказ, Нахичевань, 1960, И. Мустафаев	Тип секции *Kemularia*
T. kraschenlnnikovii S. Nikit.	(47) 42×(51) —42	1.5—2, треугольные с широким основанием	Азербайджан, 4 VI 1937, А. Гроссгейм	Тип секции *Krascheninnikovia*
T. orientalis L.	45×50	3, узкотреугольные	Нижегородская губ., 26 VI 1928, Д. Аверкиев, Л. Горохова	Секция *Tragopogon*
T. tuberosus C. Koch	34×38	2—3, треугольно-шиловидные	Азербайджан, Самух, 8 V 1941, А. Гроссгейм	Тип секции *Tuberosi*
T. pusillus M. Bieb.	42×49	2, 5, конусовидные	Азербайджан, Ширван, 24 IV 1930, А. Гроссгейм	—
T. buphtalmoides (DC.) Boiss.	57×68	3, 5, узкошиловидные	Кавказ, 30 VI 1936, И. Карягин	Секция *Profundisulcati*
T. latifolius Boiss.	45—50×52—57	2, треугольные	Армения, 19 VII 1932, И. Карягин	—
T. karjaginii Kuthath. . . .	(38) 45× (45) 53	2—3, треугольно-конусовидные	Азербайджан, Карягинский р-н, 1 VI 1932, И. Карягин	—
T. serotinus Sosn.	45—51×51—57	3, треугольно-шиловидные	Азербайджан, Конахкенд, 29 VII 1939, Ц. Гурвич	—
T. filifolius Rehm. ex Boiss.	41×45	3, узкотреугольные	Азербайджан, Куба, 21 VII 1935, И. Карягин	Секция *Brevirostres*
T. graminifolius DC.	41×45	2, треугольные	Острова Бакинского архипелага, 26 V 1967, К. Ахундов	—
T. marginatus Boiss. et Buhse	41—45×45—50	2, узкотреугольные	Нахичевань, 11 V 1962, Р. Аскерова	Тип секции *Sosnovskya*
T. reticulatus Boiss. et Huet	51×57	1.5—2, треугольные	Нахичевань, Шахбуз, 8 VI 1939, А. Гроссгейм	—
T. coloratus C. A. Mey. . . .	52×57	1.5—2 треугольные с широким основанием	Азербайджан, Зуванд, 26 V 1935, Ц. Гурвич	Тип секции *Chromopappus*
T. ruber S. G. Gmel.	39×45	3—3.5, шиловидные	Астраханская губ., окрестности Астрахани, 16 V 1919, Семенова	Тип секции *Rubriflori*
T. collinus DC.	45×51	2—3, узкотреугольные	Баку, 2 VI 1960, Ш. Кутателадзе	—
T. porrifolium L.	34—45×38—51	2.5, конусовидные	Herb. I. Klinge, Curland, 1948	Тип секции *Hebecarpus*

Род **TOURNEUXIA** Coss.

Тип: *TOURNEUXIA VARIIFOLIA* Coss.

Пыльцевые зерна трехсложноапертурные, шаровидные, в очертании с полюса шестигранные, с экватора эллиптически-округлые, полярная ось 30 мк, экваториальный диаметр 38 мк; внешние апертуры бороздковидные, овально-продолговатые, около 10 мк длины, 7 мк ширины, внутренние апертуры оровые, оры поперечные, с заостренными углами, около 12 мк ширины, 6 мк высоты, выходное отверстие прямоугольно-эллиптическое; экзина 3—4 мк толщины, многослойная; нэкзина 0.3—0.4 мк толщины, мэкзина почти равна по толщине нэкзине, значительно утолщается у апертур, сэкзина 2—3 мк толщины; скульптура шиповатая, шипы треугольные, 3—4 мк длины, экваториальные и поперечные ребра отсутствуют; лакун 9: 6 надпоровых, 3 экваториальных; надпоровые овально-округлые, экваториальные поперечно-овальные; полярные утолщения сильно развиты, занимают всю полярную область до границ экваториальных лакун, усажены большим числом бугров, расположенных на расстоянии около 2.8 мк друг от друга; диаметр основания бугров 1.7 мк; текстура точечно-зернистая.

Исследованные образцы: Алжир, г. Гардая, 30 III 1965, В. Бочанцев.

Род **GEROPOGON** L.

Тип: *GEROPOGON HYBRIDUS* (L.) Sch. Bip.

Пыльцевые зерна трехсложноапертурные, шаровидные, в очертании с полюса треугольно-шестигранные, с экватора восьмигранноэллиптические, полярная ось 35—36 мк, экваториальный диаметр 36—37 мк; внешние апертуры поровые, округлые, внутренние апертуры оровые, оры поперечные; экзина 4—5 мк толщины, многослойная, нэкзина 0.5 мк, мэкзина 0.8 мк толщины, у апертур утолщается до 1.5 мк, сэкзина около 3 мк толщины; скульптура ехинолофатная, шипы треугольные, 1.5—2 мк длины; экваториальные ребра отсутствуют, поперечные ребра имеются; лакун 24: 6 надпоровых, 6 экваториальных, 6 межпоровых, 6 полярных, надпоровые лакуны в очертании шестигранно-овальные, экваториальные пятигранные с острым углом, направленным к апертурам, межпоровые шестигранные, поперечно вытянутые, полярные пятигранные с острым углом, направленным к центру полюса; полярные утолщения редуцированы до узких гребней, сходящихся в центре полюсов; текстура зернистая.

Исследованные образцы: Азербайджан, Геокчай, 7 V 1940, М. Шевляков.

Род **EPILASIA** (Bge.) Benth.

(таблица, *8*)

Тип: *EPILASIA HEMILASIA* (Bge.) Clarke

Пыльцевые зерна трехсложноапертурные, в очертании с полюса шестигранно-округлые, с экватора эллиптически-округлые, полярная ось 42 мк, экваториальный диаметр 46 мк; внешние апертуры бороздковидные, овальные, около 10 мк длины, 3.5 мк ширины, внутренние апертуры оровые, оры поперечные, постепенно суженные к углам, около 6 мк ширины, 3 мк высоты, выходное отверстие квадратно-овальное; экзина многослойная, 4—7 толщины, нэкзина около 0.3 мк, мэкзина 0.4 мк, у апертур сильно утолщается до 2 мк, сэкзина 2.5—6 мк толщины; скульптура ехинолофатная, шипы около 1.7 мк длины, тупо-конусовидные или треугольные; имеются экваториальные ребра с 6—8 шипами, поперечные ребра отсутствуют; лакун 18: 6 надпоровых, 6 околопоровых, 6 межпоровых; надпоровые лакуны в очертании пятигранные, около апертур с остат-

ками смежной стенки, околопоровые четырехгранно-трапецевидные, с боковыми стенками, несколько наклонными, межпоровые лакуны прямоугольно-четырехгранные; полярные утолщения в виде треугольничков, усажены расставленными буграми; текстура зернистая.

Исследованные образцы: Кавказ, Бакинская губ., IV—V 1912, Ю. Воронов.

E. mirabilis Lipsch. Полярная ось 45 мк, экваториальный диаметр 47 мк; шипы узкотреугольные, 2—2.5 мк длины; полярные утолщения в виде радиально направленных ребер, сходящихся в центре полюсов.

Исследованные образцы: Южн. Таджикистан, № 707, 7 V 1947, Г. Н. Непли.

E. acrolasia (Bge.) Clarke. Полярная ось 45 мк, экваториальный диаметр 51 мк; шипы треугольные, около 2 мк длины; полярные утолщения как у предыдущего вида.

Исследованные образцы: Каракалпакия, Каракумы, 4 V 1930, Макеев.

Примечание: Последние два вида редуцированностью полярных утолщений заметно отличаются от *E. hemilasia*

Заключение

Палинологические данные подтверждают естественность подтрибы *Scorzonerinae* (в объеме, принятом во «Флоре СССР»).

Среди изученных видов наибольшим разнообразием пыльцы отличается род *Scorzonera*, являющийся, по-видимому, и наиболее древним.

Род *Tragopogon*, несмотря на длительное развитие, мало дифференцирован по строению пыльцы.

Роды *Geropogon* и *Tourneuxia* по морфологии пыльцевых зерен сходны с родом *Scorzonera*. Вероятно, эти роды следует связывать с определенными линиями развития последнего.

Данные палинологии не подтверждают сближение рода *Epilasia* с родом *Scorzonera*.

Пыльцевые зерна родов подтрибы *Scorzonerinae* трибы *Cichorieae* относятся к III типу пыльцы этой трибы.

В пределах III типа могут быть выделены 8 подтипов:

Подтип *Pusilla* — род *Scorzonera*, подрод *Scorzonera* (секции: *Pusillae*, *Fibrillosae*, *Egregiae*).

Подтип *Austriaca* — род *Scorzonera*, подрод *Scorzonera* (секция *Fibrillosae*); род *Tourneuxia*.

Подтип *Humilis* — род *Scorzonera*, подрод *Scorzonera* (секции: *Scorzonera*, *Parviflorae*).

Подтип *Latifolia* — род *Scorzonera*, подрод *Scorzonera* (секции: *Purpureae*, *Pulvinares*, *Nervosae*, *Vierhapperia*, *Tuberosae*).

Подтип *Mollis* — род *Scorzonera*, подрод *Scorzonera* (секции: *Incisae*, *Foliosae*, *Papposae*), подрод *Pseudopodospermum*.

Подтип *Acanthoclada* — род *Scorzonera*, подрод *Scorzonera* (секции: *Polycladae*, *Intricatae*), подрод *Podospermum*; род *Geropogon*.

Подтип *Tragopogon* — род *Tragopogon*.

Подтип *Epilasia* — род *Epilasia*.

ЛИТЕРАТУРА

Аскерова Р. К. (1969). Палинологические данные к систематике и филогении рода *Scorzonera* L. Изв. АН Азерб. ССР, сер. биолог., 6. — Аскерова Р. К. (1970а). К палинологической характеристике трибы *Cichorieae* семейства сложноцветных (*Compositae*). Бот. журн., 55, 5. — Аскерова Р. К. (1970б). Морфология пыльцы рода *Scorzonera* L. Изв. АН Азерб. ССР, сер. биолог., 4. — Куприянова Л. А. (1965). Палинология сережкоцветковых. — Сладков Л. Н. (1962). Морфология пыльцы и спор современных растений в СССР. — Флора СССР. (1964). 29. — Bentham G. et J. Hooker. (1873). Genera plantarum. 2. — Bunge A. (1851). Beitrag zur Kenntniss der Flora Russlands und der Steppen Central Asiens. — Dilmau G. (1961). Pollen. — Dumortier B. (1827). Florula Belgica. Tornaci

Nerviorum. — Erdtman G. (1952). Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. 1. — Hoffman O. (1894). *Compositae*. 13. In: Engler u. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien, 4, 5. — Lessing C. (1832). Synopsis generum Compositarum. — Linné C. (1753, 1763). Species plantarum. Ed. 1, 2. — Saad S. (1961). Pollen morphology in the genus *Sonchus*. Pollen et Spores, 3, 2. — Stebbins G. (1953). A new classification of tribe *Cichorieae*, fam. *Compositae*. Madrono, 12, 2. — Tarnavschi J. şi N. Mitroiu. (1959). Cercetări asupra morfologiei polenului Compositelor din flora RPR. Studii şi cercetări biol. Acad. RPR. Ser. biol. veget., 11, 3. — Wodehouse R. (1935). Pollen grains.

Институт ботаники
Академии наук
Азербайджанской ССР,
Баку.

(Получено 10 VI 1969).

УДК 576.1 : 582.736

А. Д. Раджи

ЭВОЛЮЦИЯ РОДОВ ТРИБЫ *VICIEAE* ADANS.

С 3 рисунками

A. D. RAJI. EVOLUTION OF THE GENERA OF THE TRIBE *VICIEAE* ADANS.

Форма столбика и его опушение — наиболее важный таксономический признак у представителей трибы *Vicieae* Adans. для характеристики родов, а иногда подродов и секций. Учет данного признака позволил создать наиболее естественную систему как всей трибы, так и наиболее крупного рода — *Vicia* L. В статье дается схема эволюции родов трибы и ключ к определению родов.

В трибу *Vicieae* Adans. входит шесть родов: два больших — *Vicia* L. (около 120 видов) и *Lathyrus* L. (около 100 видов), и четыре небольших — *Orobus* L. (30 видов), *Ervum* L. (около 20 видов), *Pisum* L. (5 видов) и *Vavilovia* Fed. (1 вид).

Представители трибы *Vicieae* распространены по всей умеренной зоне северного полушария, особенно в области, относимой М. Г. Поповым к Древнему Средиземью, куда входят страны Передней Азии, а также Кавказ. Для трибы *Vicieae*, установленной Адансоном (Adanson, 1763), основными являются следующие признаки: подземные мясистые семядоли, очередные, обычно парноперистые листья с усиком, цветок мотылькового типа со сросшимися тычинками; формула андроцея А (5+4)1. Кроме того, родам трибы *Vicieae* свойственны прилистники, приросшие к стеблю, а не к черешкам, и плод боб. Тип трибы — род *Vicia* L.

Род *Vicia* L. в трибе занимает ведущее положение как по количеству видов, так и по своему обширному ареалу. М. Г. Попов (1929) отмечает, что род *Vicia* характеризуется круглым, либо призматическим стеблем и зубчатыми полустреловидными прилистниками. У *Vicia* листья многопарноперистые, и чем выше по стеблю, тем число пар листочков больше. Ближайшим к *Vicia* является род *Ervum* с косым срезом тычиночной трубки, он отличается от *Vicia* мелкими и бледноокрашенными — цветками, а также мелкими листочками.

Остальные четыре рода — *Orobus*, *Pisum*, *Lathyrus* и *Vavilovia* отличаются прямым срезом тычиночной трубки и зачастую крылатым четырехгранным стеблем.

Форма тычиночной трубки (с косым или прямым ее срезом) — малозначительный признак для определения рода. Наиболее важным признаком для выделения родов, а иногда и секций внутри подродов в трибе *Vicieae* является форма столбика; к такому выводу пришли некоторые исследователи.

Декандоль (De Candolle, 1825), творец новой системы цветковых растений, в значительной степени заменившей линнеевскую, при разработке

классификации сем. *Leguminosae*, которое было изучено им в полном объеме, применил новые принципы; при этом для разграничения родов трибы *Vicieae* он обращает внимание и на форму столбика.

Буассье (Boissier, 1872) для представителей трибы *Vicieae* указывает также форму столбика. У видов *Vicia* он выделяет три формы столбика — столбик округло-нитевидный, столбик сплюснутый со спинки и столбик сплюснутый с боков. Сопоставив этот признак с характером опушения столбика (столбик равномерно опушенный или столбик с бородкой под рыльцем), Буассье установил ряд естественных групп. Но, как известно, в своих классификациях Буассье еще не указывает таксономических рангов; он различает эти группы лишь по количеству звездочек.

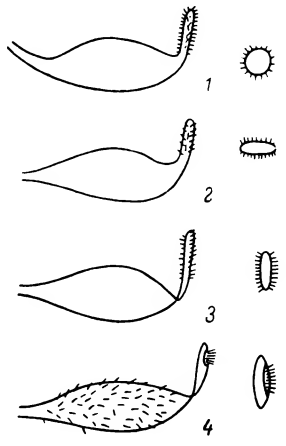


Рис. 1. Типы столбика у вик подрода *Cracca*.

1 — sect. *Crocea*, *2* — sect. *Cracca*, *3* — sect. *Cassubica*, *4* — sect. *Variegata*.

В дальнейшем система рода *Vicia* и других родов трибы некоторыми исследователями разрабатывалась с учетом формы столбика (Taubert, 1894; Ascherson u. Graebner, 1910; Федченко, 1948), однако без основательного учета всех форм столбиков и их опушения.

Ан. А. Федоров (1939), изучая ряд оробоидных (столбик сплюснут лентовидно) форм трибы *Vicieae*, применил понятие радикала рода в смысле Н. И. Вавилова (1935). При этом были использованы следующие признаки: форма столбика, форма лодочки и крыльев венчика, форма чашечки и форма прилистников. По Федорову, выясняя эволюцию родов в трибе и создавая схему филогенеза, необходимо основываться на форме столбика. Исходным в эволюции оробоидных

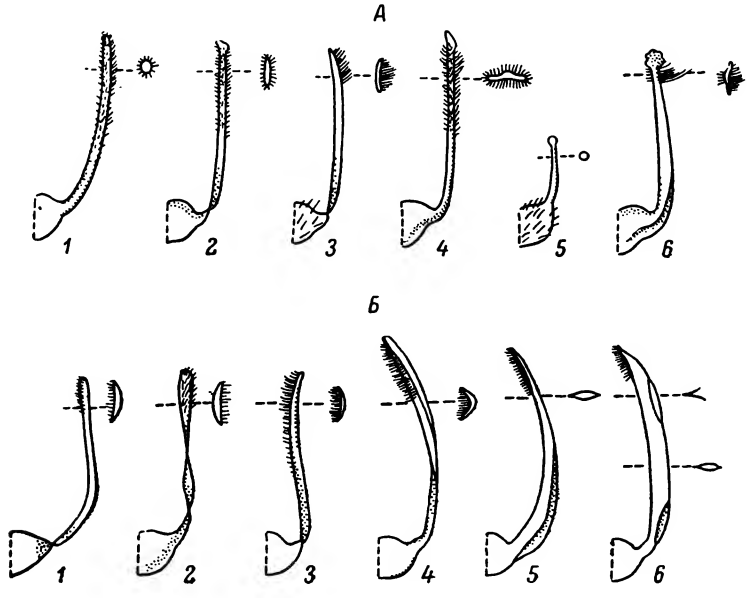


Рис. 2. Формы столбиков у представителей трибы *Vicieae* Adans.

А — род *Vicia* L.: *1* — *V. crocea* (Desf.) B. Fedtsch., *2* — *V. cassubica* L., *3* — *V. variegata* Willd., *4* — *V. cracca* L., *5* — *V. hirsuta* (L.) S. F. Gray, *6* — *V. sativa* L.; *Б* — другие представители трибы: *1* — *Lathyrus silvestris* L., *2* — *Lathyrus tuberosus* L., *3* — *Lens culinaris* Medic., *4* — *Orobus pallescens* M. B., *5* — *Vavilovia formosa* (Stev.) Fed., *6* — *Pisum sativum* L.

родов трибы *Vicieae*, по его мнению, является лентовидный, сплюснутый со спинки оробоидный столбик. Через другие, латироидные формы в группе осуществляется переход к складчато-килеватому столбику *Pisum*

и *Vavilovia* (рис. 2). «Пластинчатый столбик, — пишет Федоров, — в процессе эволюции испытал продольное складывание путем образования вначале желобчатых разнообразно искривленных и спирально закрученных форм. Складывание первоначальной ленты по средней жилке привело к соединению краев, частичному или полному, что в свою очередь обусловило возникновение килеватого, латерального сплюснутого столбика у *Pisum* и *Vavilovia*» (Федоров, 1939).

В трибе *Vicieae* эволюция рыльца шла по пути приспособления к опылению пчелами. Появление опушения в виде бородки или щеточки, на наш взгляд, обеспечивает бо́льший контакт рыльца с телом насекомого, чем рассеянное опушение всего столбика.

Основываясь в первую очередь на форме столбика, мы заново пересмотрели систему кавказских вик, насчитывающих около 50 видов (Федченко, 1948; Гроссгейм, 1952), а ряд видов — *Vicia paucijuga* (Trautv.) B. Fedtsch., *V. hololasia* Woronow и *V. ervilia* (L.) Willd. — перенесли в новые секции (Раджи, 1971).

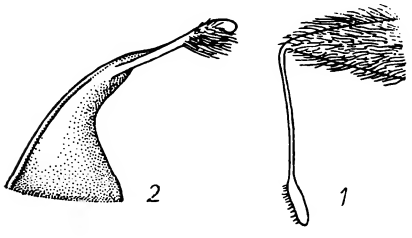


Рис. 3. Различия в опушении столбика у представителей секц. *Variegata* и подрода *Vicia*.

1 — *Vicia hololasia* Woronow (секц. *Variegata*), *2* — *Vicia paucijuga* (Trautv.) B. Fedtsch. (подрод *Vicia*).

Мы придерживаемся деления рода *Vicia* на два подрода: *Cracca* (Medic.) Gams и *Vicia*. Представителей подрода *Ervum* (L.) Gams мы относим, как и Линней (Linnaeus, 1735), вместе с чечевицами к роду *Ervum* L.

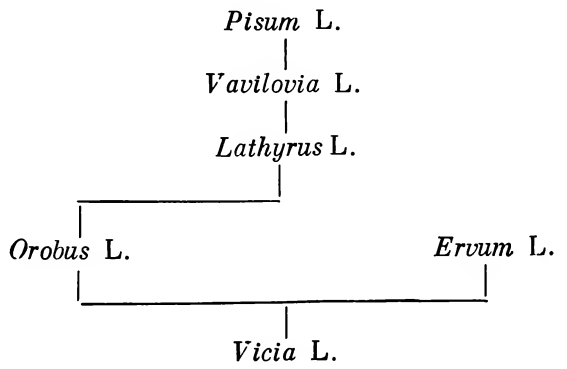
За исходную группу рода *Vicia* мы принимаем подрод *Cracca* Gams, в который включаем виды с разной формой столбика и с различным опушением.

По этим и другим признакам подрод *Cracca* можно разделить на четыре секции (рис. 1): 1) столбик цилиндрический, весь равномерно опушенный — секц. *Crocea* Radzhi; 2) столбик сжат с боков, весь равномерно опушенный — секц. *Cracca* Radzhi; 3) столбик сжат со спинки, весь равномерно опушенный — секц. *Cassubica* Radzhi; 4) столбик сжат со спинки, под рыльцем бородатоопушенный — секц. *Variegata* Radzhi.

Подрод *Vicia* имеет тип столбика, близкий к секц. *Variegata*, хотя опушение столбика у видов секц. *Variegata* скорее щитовидное, чем бородавчатое (рис. 3).

Наличие наиболее примитивных форм столбиков в роде *Vicia* позволяет нам поставить его в основании трибы *Vicieae*. Место других родов в системе трибы мы также определяем по форме более подвинутых столбиков. В частности, производными рода *Lathyrus* являются роды *Pisum* и *Vavilovia*.

Приводим схему эволюции родов в трибе *Vicieae*.



КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ В ТРИБЕ *VICIEAE*

1. Столбик лентовидный или очень редко округло-нитевидный, наверху не расширенный и не скрученный; опушение всего столбика или одной его стороны равномерное либо столбик с бородкой под рыльцем. Тычиночная трубка наверху скошенная. Крылья сцеплены с лодочкой. Флаг не широкий с длинным ноготком . . . . . 2.
— Столбик обычно в верхней части расширенный, иногда пластинчато-лентовидный, закрученный в желобок или вторично сплюснутый с боков. Тычиночная трубка прямая. Крылья свободные от киля. Ноготок равен или короче широкого флага . . . . . 3.
2. Столбик сплюснутый с боков или со спинки, редко округло-нитевидный. Опушение равномерное или в виде бородки. Количество семяпочек в завязи более 4. Цветки крупные, 10—28 мм дл. Венчик ярко-окрашенный. Многолетние и однолетние растения . . . *Vicia* L.
— Столбик всегда сплюснутый со спинки и опушенный с внутренней стороны до середины. Венчик короче чашечки, зубцы чашечки в 5—6 раз превышают по длине ее трубочку. Количество семяпочек в завязи 2—4. Цветки 3—6 мм дл. Венчик бледно-лиловатых оттенков. Однолетние растения . . . . . *Ervum* L.
3. Столбик сплюснут со спинки, чаще пластинчато-лентовидный или желобчатый до полного смыкания краев желобка, со спинки не килеватый, с вогнутой стороны опушенный . . . . . 4.
— Столбик вторично сплюснутый с боков, в сечении узкоподковообразный, со спинки всегда килеватый, по килю опушенный . . . 5.
4. Столбик пластинчато-лентовидный, в верхней части расширенный, либо желобчатый, часто скрученный. Листья заканчиваются обычно ветвистым усиком, редко шипиком. Стебли часто ширококрылатые. Однолетние и многолетние растения . . . . . *Lathyrus* L.
— Столбик пластинчато-лентовидный, с внутренней слегка желобчатой стороны густоопушенный, не закрученный. Лист всегда заканчивается шипиком. Многолетние растения с прямостоячим стеблем. Стебли не крылатые или узкокрылатые . . . . . *Orobus* L.
5. Края столбика сомкнутые, но у основания и вершины столбик разъединенный. Листья из 1—3 пар листочков, заканчиваются ветвистыми усиками. Прилистники крупнее листочков. Доли лодочки лишены гребня. Однолетние растения . . . . . *Pisum* L.
— Столбик линейный, так как смыкание краев столбика в верхней части обычно полное. Листья с одной парой листочков, заканчиваются острием. Прилистники мельче листочков. Доли лодочки гребневидные. Многолетние растения . . . . . *Vavilovia* Fed.

ЛИТЕРАТУРА

Вавилов Н. И. (1935). Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости, 1. — Гроссгейм А. А. (1952). Флора Кавказа, 5 : 380. — Попов М. Г. (1929). Род *Cicer* L. и его виды. Тр. по прикл. бот. генет. и селекц., 19, 1. — Раджи А. Д. (1971). Конспект системы кавказских видов рода *Vicia* L. Новости систематики высших растений, 7. — Федоров Ан. А. (1939). Дикие высокогорные горохи Кавказа. Тр. Биолог. инст. АН АрмССР, 1 : 39—70. — Федченко Б. А. (1948). Род *Vicia* L., Флора СССР, 13 : 406—475. — Adanson M. (1763). Familles des plantes, 2 : 329. — Ascherson P. u. P. Graebner. (1910). Synopsis der Mittel-Europaischen Flora, 6, 2. — Bentham G. et J. Hooker. (1865). Genera plantarum, 1 : 450. — Boissier E. (1872). Flora Orientalis. 2. — De Candolle A. P. (1825). Prodromus, 2 : 383. — Gams H. (1924). *Vicia*. In: G. Hegi. Illustrierte Flora von Mittel-Europa, 4, 3. — Linnaeus. (1753). Species plantarum, 2. — Taubert P. (1894). Leguminosae in: Engler u. Prantl. Natürliche Pflanzenfamilien, 3.

Дагестанский государственный университет,
г. Махачкала.

(Получено 22 V 1970).

УДК 581.9(235.31)

О. Н. Мироненко, В. В. Петровский и Б. А. Юрцев

К ПОЗНАНИЮ ФЛОРЫ ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЧАСТИ ПЛАТО ПУТОРАНЫ (СРЕДНЕ-СИБИРСКОЕ ПЛОСКОГОРЬЕ)

С 1 рисунком

O. N. MIRONENKO, V. V. PETROVSKY, B. A. YURTSEV.

A CONTRIBUTION TO THE KNOWLEDGE OF THE FLORA IN THE CENTRAL PART OF PUTORANA PLATEAU (CENTRAL SIBERIAN PLATEAU)

В статье приводится список сосудистых растений, собранных О. Н. Мироненко в центральной части плато Путораны (запад Средне-Сибирского плоскогорья) в 1963—1967 гг., с указанием местонахождений каждого вида; список включает 310 видов; дается краткий очерк растительности. Статья отчасти заполняет пробел в флористических данных по одному из обширных нагорий субарктической Средней Сибири.

До недавнего времени плато Путорана во флористическом отношении представляло одно из последних крупных белых пятен в полосе субарктических высокогорий Сибири (Толмачев, 1956). Вместе с тем близость к Арктике и огромные площади, занятые здесь горнотундровой растительностью (Геоботаническая карта СССР, 1954), давали основание для предположений, что высокогорья Путораны могли явиться родиной многих арктo-гольцовых элементов флоры.

Некоторое представление о флоре отрогов Путораны можно было составить по сборам из окрестностей Норильска (Schmidt, 1872; Москаленко, 1970) и сборам экспедиции Ф. В. Самбука из районов, расположенных к северо-востоку от Путораны.

В июле-августе 1967 г. один из районов плато Путорана (оз. Аян, гора Камень и др.) посетил Н. В. Ловелиус, собравший небольшую коллекцию сосудистых растений. Коллекцию обработала О. Л. Ловелиус, часть списка опубликована (Ловелиус, 1970); однако, как показал просмотр самих сборов, часть определений нуждается в корректировке.

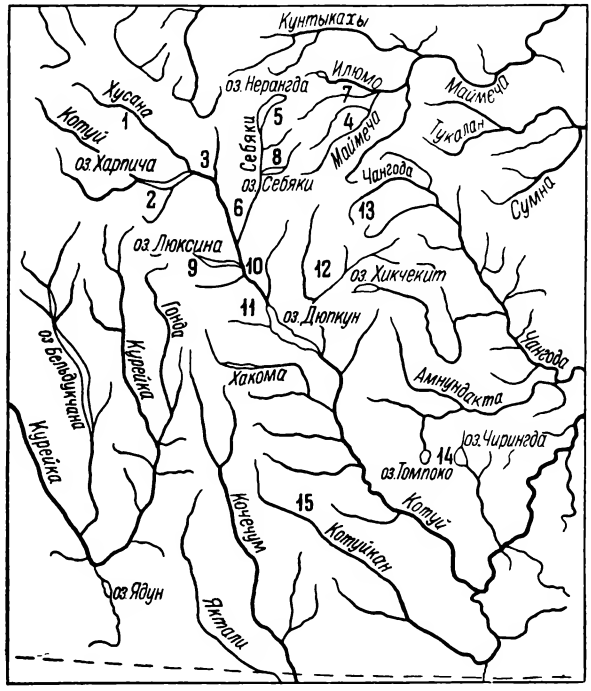
С 1968 г. начались планомерные флористические исследования на плато Путорана сотрудников Лаборатории флоры и растительных ресурсов Сибирского института физиологии и биохимии растений СО АН СССР, в которых также приняли участие А. И. Толмачев и В. Б. Куваев; пока исследованиями охвачены западные и северные районы плато.

Фактическую основу данной работы составил гербарий О. Н. Мироненко, собранный ею в 1963—1967 гг. в центральной части плато Путораны — в районе верховий р. Котуя, в гольцовом, подгольцовом и лесном поясах (амплитуда высот от 300 до 900 м над ур. м. и более); самые большие сборы относятся к району озер Нёрангда, Харпича, Дюпкун, Себяки и Чирингда. Сборы проводились в ходе геоботанического обследования оленьих пастбищ. Они, по-видимому, не исчерпывают всего разнообразия сосудистых растений изученной территории, но несомненно включают значительную часть состава флоры (свыше 300 видов). В определении гербария помимо В. В. Петровского и Б. А. Юрцева принимали участие А. И. Толмачев и О. В. Ребристая, а также Н. Н. Цвелев (злаки) и Т. В. Егорова (осоки).

Некоторые предварительные результаты обработки сборов О. Н. Мироненко были приведены в коллективном докладе авторов этой статьи («О географических связях флоры центральной части плато Путораны») на симпозиуме по проблемам истории флоры и растительности высокогорий Северной Азии, состоявшемся в апреле 1969 г. в г. Иркутске.

Очерк высокогорной растительности центральной части Путораны опубликован отдельно (Мироненко, 1968). Эта часть плато расположена в области безраздельного господства редкостойной лиственничной тайги из даурской лиственницы; ель *Picea obovata* найдена всего в одном пункте — вне плато; сибирская лиственница, по наблюдениям О. Н. Мироненко,

также является редкостью. В подгольцовом поясе заросли *Alnaster fruticosa* имеют ограниченное распространение — в нем преобладают лиственничные редколесья и редины, кустарниковые, кочкарные и другие тундры. Напротив, в приенисейской части плато и на его западных и юго-западных отрогах еще весьма сильны позиции ели, являющейся здесь лесообразователем, а также ее многочисленных спутников из числа таежных кустарничков и трав; в горах обильна сибирская лиственница (наряду с даурской и гибридными формами); в подгольцовом поясе очень широко распространены заросли ольховника, кустарниковые ивняки. Граница между восточноевропейско-сибирской подобластью темнохвойных лесов



Картосхема основных мест сборов О. Н. Мироненко в 1963—1967 гг.

Легенда дана в тексте.

(таежной области) и восточносибирской подобластью светлохвойных лесов (Геоботаническое районирование СССР, 1947) в значительной своей части проходит восточнее Енисея и пересекает Средне-Сибирское плато вблизи его западной окраины.

Для Путораны характерны платообразные или пологие куполообразные вершины, сложенные в значительной части триасовыми базальтовыми лавами, с краевыми скалистыми обрывами и глубоко врезанными долинами; нередки выходы палеозойских карбонатных пород. На высоких плато и особенно на крутых обрывистых склонах обильны открытые каменистые поверхности. Характер горных тундр (с более сомкнутой растительностью) приближается к горным тундрам арктической Сибири (широкое распространение дриадовых тундр, сырых кустарничково-осоково-моховых с *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, кассиоповых с *Cassiope tetragona*, различных нивальных тундр, алекториевых и др.; очень обычны пятнистые тундры разного типа). Значительная часть аркто-альпийских видов собрана О. Н. Мироненко вне горнотундрового пояса — на приречных галечниках, берегах озер и т. д.

Ниже приводится систематический список сосудистых растений, собранных в центральной части Путораны; для каждого вида под соответст-

вующими номерами приводятся пункты, где он собран. Местонахождения этих пунктов показаны на прилагаемой картосхеме (см. рисунок).

В нижеследующем перечне пунктов они приведены под теми же номерами, что и во флористическом списке и на картосхеме.

1 — район среднего течения р. Хусаны — левого притока р. Котуй, впадающего в него ниже выхода р. Котуй из оз. Харпича;
2 — бассейн оз. Харпича и впадающих в него рек Буникон, Безымянной, Курелях, Этэкток;
3 — низовья р. Хоикта — левого притока р. Котуй и долина р. Котуй от места выхода ее из оз. Харпича до устья р. Хоикта;
4 — верховья р. Маймеча у впадения в нее р. Антыкит;
5 — район южной оконечности оз. Нёрангда;
6 — низовья р. Себяки (Нёрангда-Сээнэ);
7 — среднее и нижнее течение р. Илюмо (Илёмо);
8 — окрестности оз. Себяки;
9 — окрестности оз. Люксина и бассейн р. Илья-Урек — левого притока р. Люксина, впадающего выше озера;
10 — низовья р. Дямкакан — левого притока р. Котуй и долина р. Котуй при впадении в нее р. Хикчекит (правый приток);
11 — район оз. Дюпкун и долина р. Котуй у впадения ее в оз. Дюпкун;
12 — бассейн р. Тайак-Бисмаах;
13 — верховья р. Чангоды;
14 — окрестности оз. Чирингда и одноименной фактории; бассейн р. Ланги — правого притока р. Чирингдахон;
15 — р. Котуйкан и бассейны его левых притоков (Амнуннакана и др.).

СПИСОК СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ

1. *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh. — *2, 6*
2. *Dryopteris fragrans* (L.) Schott — *2, 5, 12, 14*
3. *D. linnaeana* C. Chr. — *14, 15*
4. *Woodsia alpina* (Bolt.) S. F. Gray — *2*
5. *Lycopodium selago* ssp. *arcticum* (Grossh.) Tolm. — *6, 10*
6. *Equisetum arvense* L. ssp. *boreale* (Bong.) Rupr. — *2, 6, 11, 14*
7. *E. palustre* L. — *11*
8. *E. scirpoides* Michx. — *2*
9. *E. variegatum* Schleich. — *2, 6, 14*
10. *Larix gmelinii* (Rupr.) Kuzen. (*L. dahurica* Turcz.) — *14*
11. *Juniperus sibirica* Burgsd. — *6*
12. *Triglochin palustre* L. — *11*
13. *Hierochloë alpina* (Liljebl.) Roem. et Schult. — *2, 6, 7, 14*
14. *Alopecurus alpinus* Sm. — *6, 11*
15. *Arctagrostis arundinacea* (Trin.) Beal — *6*
16. *A. latifolia* (R. Br.) Griseb. — *2, 6, 14*
17. *Agrostis trinii* Turcz. — *2, 6, 11*
18. *Calamagrostis langsdorffii* (Link) Trin. — *14*
19. *C. lapponica* (Wahlb.) Hartm. — *11, 14*
20. *C. neglecta* (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Scherb. ssp. *groenlandica* (Schrenk) Matuszk. — *2, 6, 11*
21. *C. purpurea* Trin. — *14*
22. *Deschampsia glauca* Hartm. — *2, 3, 6, 11*
23. *Trisetum spicatum* (L.) Richt. — *6, 11, 14*
24. *T. molle* (Michx.) Kunth — *6*
25. *Koeleria asiatica* Domin — *6*
26. *Pleuropogon sabinii* R. Br. — *6, 11*
27. *Poa alpigena* (Fr.) Lindm. — *2, 6, 10, 14*
28. *P. alpigena* (Fr.) Lindm. var. *colpodea* (Th. Fries) Scholander — *2, 6*
29. *P. arctica* R. Br. — *2, 6, 10, 11, 14*
30. *P. glauca* Vahl — *2, 6, 11*
31. *P. pratensis* L. — *2, 6, 10, 11, 14*
32. *Arctophila fulva* (Trin.) Anderss. — *6, 14*
33. *Puccinellia hauptiana* (Krecz.) Kitagawa — *14*
34. *Festuca altaica* Trin. — *2, 14*
35. *F. brachyphylla* Schult. — *2, 8*
36. *E. cryophila* Krecz. et Bobr. — *2, 11*
37. *F. ovina* L. — *2, 8, 11*
38. *F. rubra* L. — *2, 6, 11*
39. *F. vivipara* (L.) Smith — *6*

40. *Zerna pumpelliana* (Scribn.) Tzvel. (*Bromus sibiricus* Drob.) — *2, 6, 11, 14*
41. *Roegneria borealis* (Turcz.) Nevski — *2, 6, 10, 11, 14*
42. *R. jacutensis* (Drob.) Nevski — *6, 11*
43. *R. turuchanensis* (Reverd.) Nevski — *6*
44. *Hordeum jubatum* L. — *14*
45. *Kobresia bellardii* (All.) Degl. — *2, 3, 6*
46. *Eriophorum angustifolium* Honck. — *2, 11*
47. *E. brachyantherum* Trautv. et Mey. — *2, 6, 11*
48. *E. russeolum* Fries — *11, 14*
49. *E. scheuchzeri* Hoppe — *6, 11, 14*
50. *E. vaginatum* L. — *2, 11, 14*
51. *Carex algida* Turcz. ex Krecz. — *2, 14*
52. *C. amblyorhyncha* V. Krecz. — *6, 11, 14*
53. *C. aquatilis* Wahlb. — *14*
54. *C. capillaris* L. — *2, 6, 11, 14*
55. *C. capitata* L. — *2, 6, 11*
56. *C. chordorrhiza* Ehrh. — *11, 14*
57. *C. eleusinoides* Turcz. ex Knuth — *14*
58. *C. ensifolia* Turcz. ssp. *arctisibirica* Jurtz. — *2, 6, 13*
59. *Carex fuscidula* V. Krecz. ex Egor. — *2, 6*
60. *C. globularis* L. — *14*
61. *C. limosa* L. — *14*
62. *C. macrogyna* Turcz. ex Steud. — *13*
63. *C. maritima* Gunn. — *2*
64. *C. melanocarpa* Cham. ex Trautv. — *5, 6*
65. *C. misandra* R. Br. — *2*
66. *C. norvegica* Retz. — *11, 14*
67. *C. rariflora* (Wahlb.) Smith — *15*
68. *C. redowskiana* C. A. Mey. — *2, 11, 14*
69. *C. rostrata* Stokes — *8, 13, 14*
70. *C. rotundata* Wahlb. — *11, 14*
71. *C. rupestris* Bell. ex All. — *6*
72. *C. saxatilis* L. ssp. *laxa* (Trautv.) Kalela — *2, 6, 11*
73. *C. stans* Drej. — *2, 6, 11, 14*
74. *C. tripartita* All. — *11*
75. *Juncus arcticus* Willd. — *2, 11*
76. *J. biglumis* L. — *2, 6, 11*
77. *J. castaneus* Sm. — *2, 6, 11, 14*
78. *J. triglumis* L. — *11, 14*
79. *Luzula confusa* Lindb. — *1, 2, 6*
80. *L. multiflora* (Retz.) Lej. ssp. *sibirica* V. Krecz. — *2, 6, 14*
81. *L. nivalis* Laest. — *2, 6*
82. *L. rufescens* Fisch. — *14*
83. *Tofieldia pusilla* (Michx.) Pers. — *6, 11, 12*
84. *T. coccinea* Rich. — *2, 6, 12, 14*
85. *Zygadenus sibiricus* (L.) A. Gray — *13*
86. *Allium schoenoprasum* L. — *2, 7*
87. *Lloydia serotina* (L.) Rchb. — *1, 2, 6*
88. *Salix alaxensis* Coville — *2, 6, 8, 12*
89. *S. arctica* Pall. — *2, 11*
90. *S. dasyclados* Vimm. — *14*
91. *S. glauca* L. — *2, 10*
92. *S. hastata* L. — *2, 3, 4, 6, 10, 11, 12*
93. *S. jenisseensis* (Fr. Schmidt) Flod. — *14, 15*
94. *S. boganidensis* Trautv. (=*S. kolymensis* Seem.) — *1, 3, 4, 6, 11, 14*
95. *S. lanata* L. — *2, 6, 10, 12*
96. *S. myrtilloides* L. — *14*
97. *S. nummularia* Anderss. — *2, 6, 7*
98. *S. polaris* Wahlb. — *2, 6*
99. *S. pulchra* Cham. — *2, 4, 6, 7, 14*
100. *S. recurvigemmis* A. Skv. — *4, 6, 7*
101. *S. reptans* Rupr. — *6*
102. *S. reticulata* L. — *2, 6*
103. *S. saxatilis* Turcz. — *4, 7, 11, 12*
104. *Betula nana* L. (incl. formam ad *B. tundrarum* verg.) — *6, 7, 11*
105. *Betula* sp. (cf. *B. middendorfii* Trautv. et Mey.) — *11*
106. *Alnaster fruticosa* (Rupr.) Ledeb. — *2, 14*
107. *Oxyria digyna* (L.) Hill — *2, 6*
108. *Rumex acetosa* L. ssp. *pseudoxyria* Tolm. — *2, 3, 6, 10, 11*
109. *R. arcticus* Trautv. — *2, 6, 10, 11, 14*
110. *R. graminifolius* Lamb. — *2, 6*
111. *Polygonum aviculare* L. s. l. — *14*
112. *P. bistorta* L. ssp. *bistoria* — *2, 6, 15*
113. *P. viviparum* L. — *2, 6, 14*
114. *Claytonia joanneana* Roem. (incl. formam ad *C. arcticum* vergentem valde pilosam) — *1, 2, 6*
115. *Stellaria ciliatosepala* Trautv. — *2, 6*
116. *Stellaria crassipes* Hult. — *2, 6, 10*
117. *S. diffusa* Willd. ex Schlecht. — *14*
118. *S. fischeriana* Ser. — *2*
119. *S. longifolia* Muahl. s. l. — *14*
120. *S. media* (L.) Cyr. — *14*

121. *S. peduncularis* Bge. — *2, 6, 11*
122. *Cerastium beeringianum* Cham. et Schlecht. ssp. *beeringianum* — *2, 5*
123. *C. jenisejense* Hult. — *2, 3, 10, 11, 14*
124. *C. regelii* Ostenf. — *2, 3*
125. *Minuartia arctica* (Stev.) Aschers. et Graebn. — *2, 6, 7*
126. *M. macrocarpa* (Pursh) Ostenf. — *5, 6*
127. *M. rubella* (Wahlb.) Graebn. — *2, 6*
128. *Moehringia lateriflora* (L.) Fenzl — *14*
129. *Silene paucifolia* Ledeb. — *2, 10, 15*
130. *S. chamarensis* Turcz. — *6*
131. *S. repens* L. — *11, 14*
132. *Melandrium affjne* Vahl ssp. *affine* — *2, 6*
133. *M. affine* ssp. *tenellum* Tolm. — *2, 10, 11, 14*
134. *M. apetalum* (L.) Fenzl — *2, 6, 10, 11*
135. *Dianthus repens* Willd. — *2, 13*
136. *Caltha arctica* R. Br. — *2, 6, 11, 13*
137. *C. caespitosa* N. Schipcz. — *11*
138. *C. natans* Pall. — *14*
139. *C. palustris* L. — *14*
140. *Trollius asiaticus* L. — *2*
141. *T. boreosibiricus* Tolm. — *2, 6, 14*
142. *Atragene sibirica* L. — *14*
143. *Anemone silvestris* L. ssp. *ochotensis* (Fisch.) Petrovsky — *3, 10*
144. *Ranunculus affinis* R. Br. — *1, 2, 6*
145. *Ranunculus gmelinii* DC. — *14*
146. *R. hyperboreus* Rottb. — *11*
147. *R. lapponicus* L. — *2*
148. *R. nivalis* L. — *2*
149. *R. sulphureus* Soland. — *2, 6, 10*
150. *Thalictrum alpinum* L. — *2*
151. *Papaver angustifolium* Tolm. — *2*
152. *P. czekanowskii* Tolm. — *2*
153. *Papaver lapponicum* (Tolm.) Nordh. ssp. *orientale* Tolm. — *2*
154. *Papaver* sp., (aff. *P. radicatum* Rottb.) — *11*
155. *Corydalis arctica* M. Pop. — *2*
156. *Arabis septentrionalis* L. — *1, 2, 11, 14*
157. *A. media* N. Busch — *2*
158. *Cardamine bellidifolia* L. — *2*
159. *C. macrophylla* Willd. — *6*
160. *C. microphylla* Adams — *2*
161. *C. pratensis* L. — *2, 14*
162. *Descurainia sophioides* (Fisch.) O. E. Schulz — *14*
163. *Draba alpina* L. var. *algida* (Adams) N. Busch — *1, 2, 6*
164. *D. cinerea* Adams — *2*
165. *D. fladnizensis* Wulf — *2, 6*
166. *D. hirta* L. — *2, 11, 14*
167. *D. macrocarpa* Adams — *6*
168. *D. nemorosa* L. — *14*
169. *D. nivalis* Liljebl. — *6*
170. *D. ochroleuca* Bge. — *2*
171. *D. parvisiliquosa* Tolm. — *2*
172. *D. pilosa* DC. — *4, 6, 15*
173. *D. sambukii* Tolm. — *2*
174. *Draba* sp. (aff. *D. pygmaea* Turcz.) — 1
175. *Erysimum pallasii* (Pursh) Fern. — *2, 11*
176. *Eutrema edwardsii* R. Br. — *1, 2*
177. *Parrya nudicaulis* (L.) Regel — *2, 4, 5, 7*
178. *Thlaspi cochleariforme* DC. — *15*
179. *Rhodiola borealis* Boriss. (ad *Rh. atropurpurea* verg.) — *2, 6*
180. *Chrysosplenium alternifolium* L. — *2, 6, 14*
181. *Parnassia palustris* L. — *3, 6, 10, 11, 14*
182. *Ribes acidum* Turcz. ex Pojark. — *2, 8*
183. *R. triste* Pall. — *2, 6, 14*
184. *Saxifraga caespitosa* L. — *2, 6, 11*
185. *S. cernua* L. — *2, 6, 10, 14*
186. *S. foliolosa* R. Br. — *2, 6, 14*
187. *S. flagellaris* Willd. ssp. *setigera* (Pursh) Tolm. — *1, 2, 6*
188. *S. hieracifolia* Waldst. et Kit. — *2, 11, 14*
189. *S. hirculus* L. — *1, 2, 6, 11, 14*
190. *S. nivalis* L. — *2, 6*
191. *S. oppositifolia* L. — *13*
192. *S. punctata* L. — *1, 2, 6, 11, 14*
193. *S. serpyllifolia* Pursh — *6*
194. *S. spinulosa* Adams — *2, 5, 6*
195. *S. tenuis* (Wahlb.) H. Smith — *6*
196. *Dryas grandis* Juz. — *2, 6*
197. *D. octopetala* L. (incl. × *D. punctata* Juz.) — *6, 7*
198. *D. incisa* Juz. (incl. × *D. punctata* Juz.) — *4, 6, 7*
199. *Novosieversia glacialis* (Adams) F. Bolle — *6, 7*
200. *Potentilla asperrima* Turcz. — *2*
201. *P. crantzii* (Crantz) Beck. — *6, 10*
202. *P. emarginata* Pursh — *6*

203. *Potentilla gelida* C. A. Mey. — *2, 10, 15*
204. *P. inquinans* Turcz. — *2, 4, 6, 14*
205. *P. kusnetzowii* (Gowor.) Juz. — *2, 6*
206. *P. nivea* L. — *2, 4, 6, 7, 8, 15* — *P. nivea* L. × *P. uniflora* Ledeb. — *2, 4, 7*
207. *P. stipularis* L. — *1, 2, 6, 14, 15*
208. *P. uniflora* Ledeb. (*P. ledebouriana* Porsild) — *6, 8, 15*
209. *Comarum palustre* L. — *2, 6, 11, 14*
210. *Dasiphora fruticosa* (L.) Rydb. — *2, 6, 24*
211. *Rosa acicularis* Lindl. — *2, 6, 14*
212. *Rubus arcticus* L. — *11, 14*
213. *R. chamaemorus* L. — изредка в горных районах
214. *R. sachalinensis* Levl. — *14*
215. *Sanguisorba officinalis* L. — *2, 13*
216. *Astragalus alpinus* L. ssp. *alpinus* — *2, 11, 14*
217. *A. alpinus* L. ssp. *arcticus* (Bge.) Hult. (*A. subpolaris* Boriss. et Schischk.) incl. ff. ad ssp. *alpinum* verg. — *2, 6, 10*
218. *A. frigidus* (L.) Bge. — *2, 6, 9, 10, 12, 14*
219. *A. oroboides* Horn. — *2, 6, 11*
220. *A. tugarinowii* N. Basil. — *10*
221. *Oxytropis arctica* R. Br. ssp. *taimyrensis* Jurtz. (*O. karga* Sapozhn., ex Polozn.) — *2, 4, 7*
222. *O. mertensiana* Turcz. — *2*
223. *O. middendorffii* Trautv. — *4*
224. *O. nigrescens* (Pall.) Fisch. — *1, 2, 6, 7*
225. *Hedysarum arcticum* B. Fedtsch. (cum var.) — *2, 6*
226. *Empetrum nigrum* L. s. l. — *2, 6*
227. *Viola biflora* L. — *2, 6, 14*
228. *Epilobium davuricum* Fisch. — *2, 6*
229. *E. palustre* L. — *14*
230. *Chamaenerium angustifolium* (L.) Scop. — *2, 14*
231. *Ch. latifolium* (L.) Th. Fries et Lange — *2, 6, 14*
232. *Hippuris vulgaris* L. — *14*
233. *Archangelica decurrens* Ledeb. — *2, 6*
234. *Cicuta virosa* L. — *14*
235. *Pachypleurum alpinum* Ledeb. — *1, 2, 6, 10*
236. *Peucedanum salinum* Pall. — *6, 11, 13, 14*
237. *Pyrola grandiflora* Rad. — *2*
238. *P. incarnata* Fisch. ex DC. — *2, 6, 7, 14*
239. *Ramischia obtusata* (Turcz.) Freyn — *2, 6*
240. *Andromeda polifolia* L. — *2, 6, 14*
241. *Arctous alpina* (L.) Niedenzu — *2, 14*
242. *A. erythrocarpa* Small — *6*
243. *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench — *5, 13*
244. *Cassiope tetragona* (L.) D. Don — *2, 6*
245. *Ledum decumbens* (Ait.) Small — *2, 6*
246. *L. palustre* L. — *2, 14*
247. *Oxycoccus microcarpus* Turcz. — *14*
248. *Vaccinium uliginosum* L. var. *microphyllum* Lange — *2, 6, 14*
249. *V. vitis-idaea* L. var. *vitis-idaea* — *6*
249a. *V. vitis-idaea* var. *minus* Lodd. — *2*
250. *Androsace bungeana* Schischk. et Bobr. — *1, 5*
251. *A. lactiflora* Pall. — *6*
252. *A. septentrionalis* L. — *2, 6, 8, 14*
253. *Primula sibirica* Jacq. — *7, 11*
254. *Trientalis europaea* L. — *14*
255. *Armeria sibirica* Turcz. ex Boiss. — *2, 6*
256. *Gentiana barbata* Froel. — *11, 13, 14*
257. *G. nutans* Bge. — *2, 11*
258. *G. tenella* Rottb. — *6, 10*
259. *Menyanthes trifoliata* L. — *8, 13, 14*
260. *Polemonium boreale* Adams — *1, 2, 6, 10*
261. *Eritrichium villosum* (Ledeb.) Bge. — *1, 2, 6, 7*
262. *E. sericeum* (Lehm.) DC. — *1*
263. *Myosotis asiatica* Schischk. et Serg. — *2, 6, 10, 11*
264. *Thymus serpyllum* L. s. ampl. (*Th. reverdattoanus* Serg. etc.) — *1, 2, 6*
265. *Castilleja hyparctica* Rebr. — встречена однажды О. Н. Мироненко
266. *Lagotis minor* (Willd.) Standl. — *1, 2, 6*
267. *Pedicularis adamsii* Hult. — *2*
268. *P. amoena* Adams ex Stev. — *1, 2*

269. *P. capitata* Adams — *9, 12*
270. *P. dasyantha* (Trautv.) Hadač — *1, 2, 6*
271. *P. hirsuta* L. — *2*
272. *P. labradorica* Wirsing — *14*
273. *P. lapponica* L. — *2, 6, 14*
274. *P. oederi* Vahl — *1, 2, 6*
275. *P. pennelii* Hult. — *2, 6, 11*
276. *P. sceptrum-carolinum* L. — *3, 13, 14*
277. *P. sudetica* Willd. — *1, 2, 6, 11*
278. *P. verticillata* L. — *2, 6*
279. *Pinguicula algida* Malysch. — *2, 6, 15*
280. *Utricularia minor* L. — *11, 14*
281. *U. vulgaris* L. — 10
282. *Lonicera caerulea* L. — *15*
283. *Linnaea borealis* L. — *14*
284. *Valeriana capitata* Pall. — *2, 6, 10, 14*
285. *Campanula langsdorffiana* Fisch. et Trautv. — *2, 11*
286. *Aster alpinus* L. — *2, 11, 15*
287. *A. sibiricum* L. [*A. subintegerrimus* (Trautv.) Ostenf. et Resvoll] — *6, 14*
288. *Erigeron eriocalyx* (Ledeb.) Vierh. — *2, 6*
289. *E. eriocephalus* J. Vahl — *2, 6, 10*
290. *E. elongatus* Ledeb. — *14*
291. *E. silenifolius* (Turcz.) Botsch. — *2, 7*
292. *Antennaria villifera* Boriss. — *6, 10*
293. *Dendranthema mongolicum* (Ling.) Tzvel. — *15*
294. *Artemisia dracunculiformis* Krasch. — *6*
295. *Nardosmia frigida* (L.) Hook. — *2, 14*
296. *N. glacialis* Ledeb. — *5, 6*
297. *N. gmelinii* (Turcz.) DC. — *1, 2*
298. *Arnica iljinii* (Maguire) Iljin — *2, 6, 10, 12, 14*
299. *Senecio atripurpureus* (Ledeb.) B. Fedtsch. — *6*
300. *S. congestus* DC. — *14*
301. *S. resedifolius* Less. — *1, 2, 6*
302. *Saussurea parviflora* (Poir.) DC. — *11*
303. *S. tilesii* Ledeb. — *2, 6*
304. *Lactuca sibirica* (L.) Benth. ex Maxim. — *14*
305—307. *Taraxacum* agg. *ceratophora* DC. s. ampl.:
    305. *Taraxacum* sp. 1 — *2, 3, 4*
    306. *Taraxacum* sp. 2 — *8, 10*
    307. *Taraxacum* sp. 3 — *2*
308. *T. sibiricum* Dahlst. — *10*
309. *Crepis chrysantha* Turcz. — *10*
310. *C. nana* Richards. — *11*

Приведенный флористический список, несмотря на известную неполноту, представляет интересный материал для ботанико-географического анализа. Обсуждению географических связей флоры Путораны и некоторых моментов ее истории авторы предполагают посвятить специальную статью.

ЛИТЕРАТУРА

Геоботаническая карта СССР. М. 1 : 4 000 000. (1954). — Геоботаническое районирование СССР. (1947). — Ловелиус О. Л. (1970). Флористические находки в горах Путораны (Восточная Сибирь). Новости систем. высш. раст. (1969). 6. — Мироненко О. Н. (1968). Горные тундры бассейна р. Котуй (Эвенкия). Бот. журн., 53, 8. — Москаленко Н. Г. (1970). К флоре окрестностей Норильска (северо-запад Средне-Сибирского плато). Бот. журн., 55, 2. — Толмачев А. И. (1956). К изучению арктической флоры СССР. Бот. журн., 41, 6. — Schmidt F. (1872). Florula jenisseenis arctica. Mem. Acad. Sci. S.-Pb., ser. VII, 18, 1.

Институт леса и древесины
СО Академии наук СССР,
г. Красноярск
и
Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 4 II 1971).

УДК 582.542.1 (470.43)

Ю. Х. Новоженин

HORDEUM JUBATUM L. В ГОРОДЕ КУЙБЫШЕВЕ

С 1 рисунком

YU. KH. NOVOZHENIN. *HORDEUM JUBATUM* L. IN THE KUYBYSHEV CITY

В приведенной нами литературе *Hordeum jubatum* L. *(Critesion jubatum* Nevski) — ячмень гривастый (он же ячмень гривоподобный, ячмень гривистый, критезион гривастый) описан как однолетний или многолетний сорняк родом из Северной Америки и Восточной Сибири. Для европейской части СССР, Западной Сибири и Средней Азии он указан как исключительно редкое заносное растение. Во «Флоре средней полосы европейской части СССР» (Маевский, 1964) его распространение по сорным местам отмечается, в частности, в Татарской АССР (Казань)



Hordeum jubatum L. на сорном месте в г. Куйбышеве.

и в Саратовской области. Вероятно, ячмень гривастый продолжает распространяться по всей территории страны. Во «Флоре юго-востока европейской части СССР» (1928) он указан для Астрахани, во «Флоре СССР» (1934) — в частности, для Архангельска и Самарканда.

Нами однолетний ячмень гривастый обнаружен на пустыре территории г. Куйбышева. Это сорное место на несколько пониженном участке с черноземной почвой и признаками засоления. На фоне окружающих растений из семейств маревых, крестоцветных, гречишных, сложноцветных, пасленовых ячмень выглядит весьма эффектно; он имеет длинный, до 15 см, поникающий сложный колос с длинными остями и фиолетовым отливом на их концах, действительно напоминающий гриву. Высота ячменя, по литературным данным, достигает 50 см, нами же найдены и загербаризованы экземпляры высотой до 84 см. Как сорняк ячмень гривастый встречается на территории Куйбышевского ботанического сада, где он обитает, по свидетельству его сотрудников, уже несколько лет. Возможно, что оттуда он и начал распространяться.

ЛИТЕРАТУРА

Маевский П. Ф. (1964). Флора средней полосы европейской части СССР. — Сорные растения СССР. (1934). I. — Станков С. С., В. И. Талиев. (1957). Определитель высших растений европейской части СССР. — Флора СССР. (1934). II. — Флора юго-востока европейской части СССР. (1928). II.

Куйбышевский педагогический институт. (Получено 2 VII 1970).

УДК 581.4+581.543 : 582.675.1 23 (—0)(575.3)

Г. Д. Фахриева и Н. А. Козлова

ИЗМЕНЕНИЕ МОРФОЛОГИИ И РИТМА РАЗВИТИЯ У ДВУХ ВИДОВ *DELPHINIUM* ПРИ ПЕРЕСЕЛЕНИИ С ГОР ТАДЖИКИСТАНА В ПРЕДГОРНУЮ ЗОНУ

С 6 рисунками

G. D. FAKHRIYEVA AND N. A. KOZLOVA.
THE CHANGE OF THE MORPHOLOGY AND OF THE DEVELOPMENTAL RHYTHM IN TWO SPECIES OF *DELPHINIUM* TRANSFERRED FROM THE MOUNTAINS OF TAJIKISTAN TO THE ZONE OF FOOTHILLS

Изучение фенологии и сравнительное морфолого-анатомическое исследование показало, что *Delphinium semibarbatum* Biennert ex Boiss. и *D. biternatum* Huth., переселенные с гор Таджикистана в предгорную зону, приспособились к новым условиям жизни (в Ботаническом саду г. Душанбе) в основном путем сдвига фенологических фаз на более ранние календарные сроки.

Выяснилось, что для прохождения ряда фаз развития — образования репродуктивного побега и бутонизации, а также цветения, растениям, произрастающим в естественных местах обитания и интродуцированных в Ботанический сад, требуются близкие суммы положительных температур.

Представители рода *Delphinium* являются высокодекоративными растениями. Они используются и как лекарственные растения, известные со времен глубокой древности. Алкалоиды, найденные у видов этого рода, широко используются в медицине.

Новый этап в их изучении связан с установлением кураreподобных свойств алкалоидов, выделенных из некоторых видов этого рода. Некоторые виды *Delphinium* имеют значение и как красильные растения. В связи с практической ценностью этих растений много работ посвящено изучению морфологии и анатомии некоторых видов этого рода. Для нас представляют особый интерес работы с описанием анатомической структуры (Braun, 1856; Lenfant, 1897; Thomas, 1914; Haccius, 1955; Убайдуллаев, 1959; Куклина, 1961; Новосельцева, 1965). Некоторые сведения об анатомическом строении представителей рода *Delphinium* имеются в сводной работе Меткафа и Чока (Metcalfe, Chalk, 1950).

Большое практическое значение живокостей явилось причиной введения их в культуру. В Ботаническом саду Ботанического института Академии наук Таджикской ССР с 1953 г. проводится интродукция видов живокости местной флоры. Из многих видов, которые интродуцировались с гор в предгорную зону (г. Душанбе), наиболее перспективными оказались *Delphinium semibarbatum* Biennert ex Boiss. и *D. biternatum* Huth. Культура этих двух видов имеет особое значение, так как они являются единственными в мире видами рода *Delphinium* с желтой окраской цветка.

Настоящая работа посвящена изучению анатомической структуры и ритма развития этих видов в новых условиях.

Объектами исследования служили растения, интродуцированные в Ботанический сад г. Душанбе, расположенный на высоте 900 м над

ур. м., и растения в природных условиях, произрастающие на южном склоне Гиссарского хребта: *D. semibarbatum* — в ущелье р. Кондары (1200 м над ур. м.) и *D. biternatum* — в ущелье р. Майхуры (2400 м над ур. м.).

Фенологические наблюдения, проводившиеся в условиях культуры и в природе, сопровождались измерениями модельных растений. Для анатомических исследований использовались наиболее типичные растения, которые брались в 3—5-кратной повторности. В одной и той же фазе развития сравнивалось строение репродуктивных побегов и прикорневых листьев. Для подсчета количества устьиц на нижней поверхности листа и числа клеток верхнего эпидермиса использовался пленочный способ. Полученные данные обрабатывались методом вариационной статистики. Материал фиксировался 70° спиртом и формолоуксусно-спиртовой смесью. Интенсивность одревеснения клеточных оболочек устанавливалась с помощью флороглюцина с соляной кислотой, а также посредством реакции Меуле. Анатомические рисунки делались с помощью рисовального аппарата РА-4. Материал для исследования собирали в 1966—1968 гг.

Известно, что переселенные растения и исторически сложившийся ритм их развития далеко не всегда соответствует климатическим условиям новых местообитаний. В работах многих исследователей (Кудряшев, 1934; Магакян и Мирзоева, 1940; Аврорин, 1953 а, б, 1958; Райкова, Бородин, 1961; Бородин, 1963, 1966; Ахвердов, Мирзоева, 1964, и др.) содержатся сведения о том, что растения могут в той или иной степени перестраивать ритм своего развития и приспосабливаться к периодичности климата новых местообитаний. Помимо изменений в ритмах развития, у таких растений возникают структурные изменения (Василевская, 1941, 1954; Полунина, 1950; Шавров, 1961; Корчагина, 1964, 1965; Иванская, 1967, и др.).

Для выяснения характера развития *D. semibarbatum* и *D. biternatum* в природе и в культуре рассмотрим фенологические фазы и метеорологические условия местности. Данные метеорологических наблюдений относятся к 1966 г. (рис. 1 и 4). Как видно на рис. 1, где представлены данные о гидротермическом режиме в Ботаническом саду г. Душанбе и в ущелье р. Кондары, климатические условия в этих пунктах не особенно резко различаются. Среднедекадные максимальная среднесуточная и минимальная температуры воздуха в ущелье р. Кондары на 2—4° ниже, чем в Ботаническом саду г. Душанбе. Температура поверхности почвы всего на 1—2° ниже, чем в Душанбе. Климатические различия в основном выражаются в разном количестве осадков. В ущелье р. Кондары их значительно больше, причем 30% выпадает в виде снега, который стаивает к марту; между тем в г. Душанбе преобладающая часть осадков выпадает в виде дождя в осенне-зимне-весенний период, что создает благоприятные условия для ранней вегетации растений.

D. semibarbatum — эфемероид, обитает по лёссовым склонам от предгорий до среднего пояса гор. Сравним прохождение фенологических фаз этого вида в естественных условиях, в ущелье р. Кондары и в Ботаническом саду в г. Душанбе. Отрастание *D. semibarbatum* в Ботаническом саду начинается после летнего покоя, в конце октября. Поэтому в зимний период растения имеют листья и с наступлением весны продолжают вегетировать; в то же время у растений в ущелье р. Кондары листья начинают появляться только весною.

Наблюдаются также различия в сроках прохождения фенологических фаз в естественных условиях и в культуре (рис. 1, *I*, *II*). Фаза образования прикорневых листьев (фаза вегетации) у переселенных растений в Ботаническом саду завершилась 7 апреля, а у растений в ущелье р. Кондары она длилась до 3 мая. Фаза развития репродуктивного побега у растений в Ботаническом саду проходила в течение 20 дней (с 7 по 27 апреля). У растений в ущелье р. Кондары она длилась тоже 20 дней, но проходила в более поздние сроки — с 3 по 23 мая. Фаза бу-

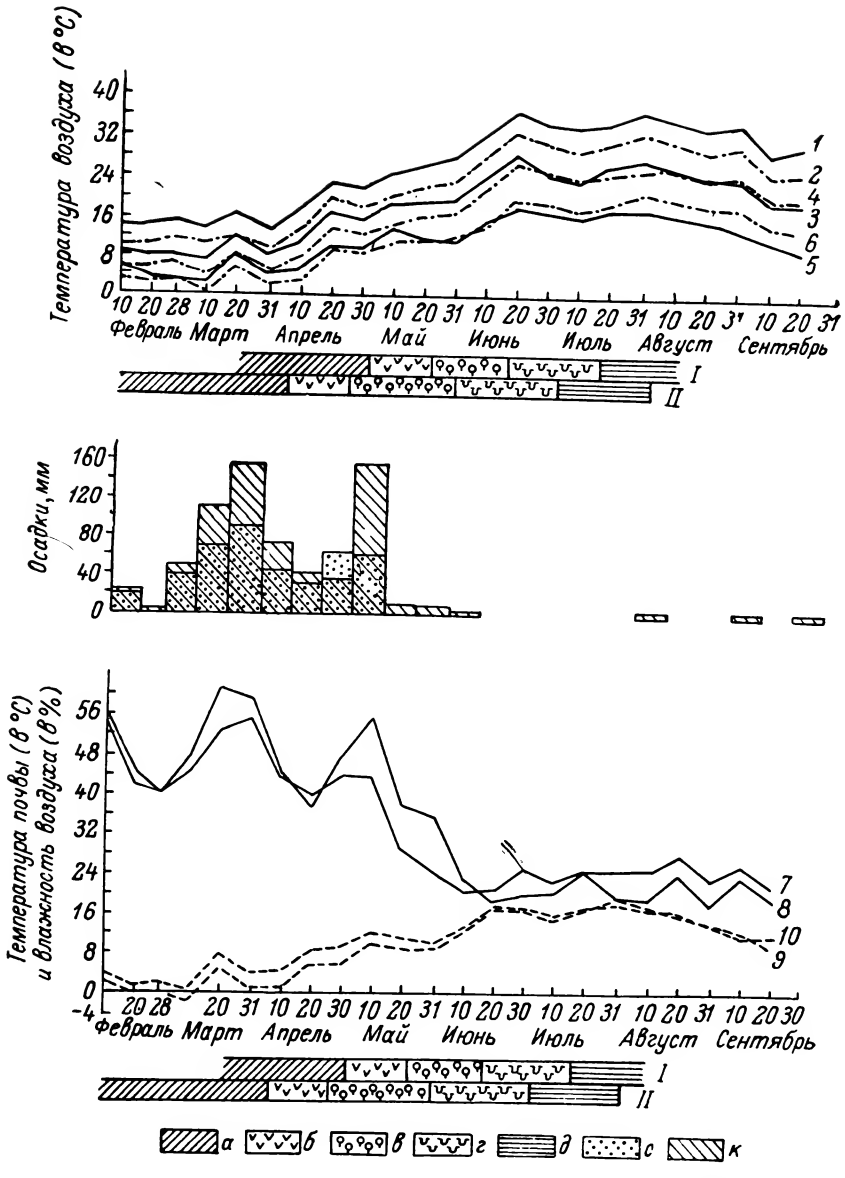


Рис. 1. Фенологические фазы у *Delphinium semibarbatum*, произрастающего в ущелье р. Кондары (*I*) и интродуцированного в Ботанический сад г. Душанбе (*II*).

а — фаза вегетации, *б* — фаза развития репродуктивного побега, *в* — фаза бутонизации, *г* — фаза цветения, *д* — фаза плодоношения; *1* — среднедекадная максимальная температура воздуха в Ботаническом саду, *2* — то же в ущелье р. Кондары, *3* — среднедекадная среднесуточная температура воздуха в Ботаническом саду, *4* — то же в ущелье р. Кондары, *5* — среднедекадная минимальная температура воздуха в Ботаническом саду, *6* — то же в ущелье р. Кондары, *7* — среднедекадная минимальная относительная влажность воздуха в Ботаническом саду, *8* — то же в ущелье р. Кондары, *9* — среднедекадная температура поверхности почвы в Ботаническом саду, *10* — то же в ущелье р. Кондары; *с* — осадки в Ботаническом саду, *к* — осадки в ущелье р. Кондары.

тонизации у растений в Ботаническом саду продолжалась с 27 апреля по 31 мая (35 дней), тогда как у растений в ущелье р. Кондары она протекала с 23 мая до 17 июня и длилась 24 дня, т. е. на 11 дней меньше. Таким образом, от начала образования репродуктивного побега до цветения у растений в Ботаническом саду прошло 55 дней, а в ущелье р. Кондары — 43 дня. Соответственно этому и фаза цветения в Ботаническом саду началась раньше, чем в ущелье р. Кондары и продолжалась с 31 мая по 3 июля, т. е. 34 дня, а у растений в ущелье р. Кондары она протекала с 17 июня по 17 июля — 31 день.

Интересно отметить, что сумма среднесуточных температур, необходимая для прохождения фаз развития репродуктивного побега и бутонизации, у растений в Ботаническом саду составляла 931°, а в ущелье р. Кондары 855.6°. Таким образом, для завершения этих фаз в условиях культуры и в природе потребовались довольно близкие суммы температур. Несмотря на то что фаза цветения у интродуцированных растений началась на 17 дней раньше, продолжительность ее была на 3 дня больше. При этом суммы среднесуточных температур, необходимые для прохождения этой фазы, были также очень близки: 830° в ущелье р. Кондары и 850° в Ботаническом саду. Необходимость определенных сумм среднесуточных температур для прохождения тех или иных фенологических фаз заслуживает внимания. Еще Гумбольт отмечал (цит. по: Базилевская, 1964), что каждому виду свойствен определенный минимум климатических факторов, которые лимитируют его распространение, и что одним из таких факторов является температура. Для успешной акклиматизации, отмечает Гумбольт, необходимо, чтобы сумма температур выше 0° в той местности, куда растение интродуцируется, была не ниже, чем на его родине.

Интродуцированные растения *D. semibarbatum* зацвели на следующий год. Этот вид сравнительно легко приспособился к условиям Ботанического сада г. Душанбе, так как переселение осуществлялось в пределах его ареала. В результате сдвига фенофаз на более ранние календарные сроки этот вид в Ботаническом саду развивается в условиях более или менее близких к условиям его естественного произрастания.

Данные измерений модельных растений *D. semibarbatum* в ущелье р. Кондары и в Ботаническом саду показывают, что у переселенных растений благодаря изменению климатической обстановки и условиям культуры (прополка, рыхление) изменились размеры соцветий и количество цветков в соцветиях. В ущелье р. Кондары у этого вида длина соцветий составляет 17—25 см, а количество цветков в соцветии 25—35, в условиях культуры длина соцветий достигла 36—38 см, а количество цветков в соцветии 45—60. При этом высота репродуктивного побега и количество листьев на стеблях (в среднем) не изменились.

Сравнивая одноярусные листья *D. semibarbatum* из ущелья р. Кондары и интродуцированных растений, видим, что новые условия мало отразились на их анатомическом строении (рис. 2). Палисадная паренхима не изменилась. Клетки губчатой паренхимы у растений в ущелье р. Кондары имеют до некоторой степени лопастную форму, а в условиях

ТАБЛИЦА 1

Количество клеток верхнего эпидермиса и устьиц на нижнем эпидермисе в поле зрения микроскопа (20×10) *Delphinium semibarbatum* (n=20)

Место сбора образцов	Число клеток				Число устьиц			
	$\bar{x}$	σ	m	t	$\bar{x}$	σ	m	t
Ущелье р. Кондары	24.2	5.5	1.2	0.32	22	3.7	0.7	2.5
Ботанический сад в г. Душанбе	24.8	6.1	1.39	0.32	25	3.7	0.6	2.6

Ботанического сада они стали овальными и расположены менее рыхло, при этом число слоев клеток хлоренхимы осталось тем же. Количество клеток верхнего эпидермиса на единицу площади листа в ущелье р. Кондары и в Ботаническом саду одинаково, а число устьиц на нижнем эпидермисе имеет тенденцию к увеличению в условиях культуры (табл. 1).

Анатомические исследования средней части цветоносных стеблей *D. semibarbatum* в фазе цветения из ущелья р. Кондары и Ботанического сада показали следующее (рис. 3). В строении эпидермиса и субэпидермального слоя различий нет. Эпидермис однослойный, с редко расположенными устьицами и тонким слоем кутикулы. Клетки эпидермиса имеют утолщенные внешние стенки, которые занимают половину площади клетки (на поперечном срезе). Субэпидермальный слой состоит из клеток с утолщенными тангентальными и тонкими радиальными стенками. Клетки хлорофиллоносной паренхимы стебля у растений в Ботаническом саду меньше по размерам и более плотно сомкнуты.

Механические волокна, которые образуют (на поперечном срезе) своеобразную «шапку» над проводящими пучками стебля, у растений в Ботаническом саду отличаются меньшим просветом, так как имеют более утолщенные и сильнее одревесневшие оболочки (что установлено реакцией на лигнин). Определение отношения площади механических волокон к площади проводящего пучка (на поперечном срезе), произведенное весовым методом, показало, что у растений в Ботаническом саду механических тканей над пучком на 1% больше, чем у растений из ущелья р. Кондары. Оболочки паренхимных клеток перимедулярной зоны стебля у переселенных растений одревесневают, тогда как у растений в естественных условиях они не одревесневают или одревесневают очень слабо.

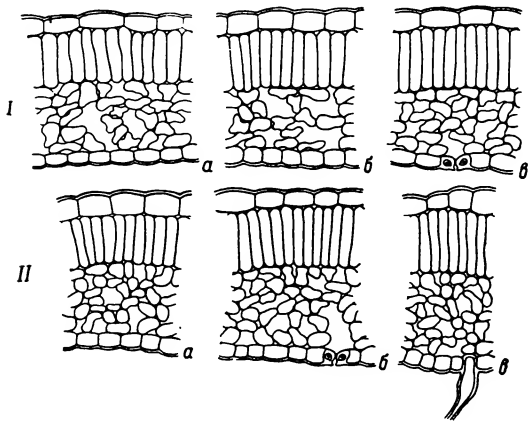


Рис. 2. Поперечные срезы листьев *Delphinium semibarbatum* в ущелье р. Кондары (*I*) и в Ботаническом саду г. Душанбе (*II*).

а — прикорневые листья, *б* — листья средней части цветоносного стебля, *в* — верхние листья цветоносного стебля.

Утолщение и одревеснение оболочек клеток сердцевинных лучей и сердцевины сильнее выражено у растений в Ботаническом саду. При этом клетки сердцевинных лучей с наиболее утолщенными и одревесневшими оболочками у растений в Ботаническом саду образуют больше рядов (на поперечном срезе), чем у растений в ущелье р. Кондары.

Таким образом, цветоносные стебли у переселенных растений *D. semibarbatum* становятся более ксероморфными, что выражается в большем утолщении и одревеснении клеточных оболочек.

Другой близкородственный вид — *D. biternatum* является мезофитом и произрастает в местах с более низкой температурой. В ущелье р. Майхуры он обитает среди травянистых растений горных степей.

Как показывает рис. 4, ущелье р. Майхуры характеризуется более продолжительным периодом умеренной температуры и несколько менее выраженным засушливым периодом сравнительно с Ботаническим садом г. Душанбе. Это объясняется тем, что ущелье р. Майхуры расположено на 1500 м выше г. Душанбе. Количество осадков здесь больше и режим их выпадения иной. Значительная часть их представлена снегом, выпадающим в зимнее время, который стаивает лишь к маю. Бездождье, начиная с мая, и высокая температура в г. Душанбе обусловли-

вают напряженный гидротермический режим. Среднедекадные максимальные температуры воздуха в Душанбе выше на 8—11°, чем в ущелье р. Майхуры, а среднедекадные среднесуточные и минимальные температуры — выше на 4—8°; температура поверхности почвы выше на 5—10° на протяжении почти всего вегетационного периода.

Изучение фенологических фаз *D. biternatum* в природе и в культуре показало, что растения, переселенные из ущелья р. Майхуры в Ботани-

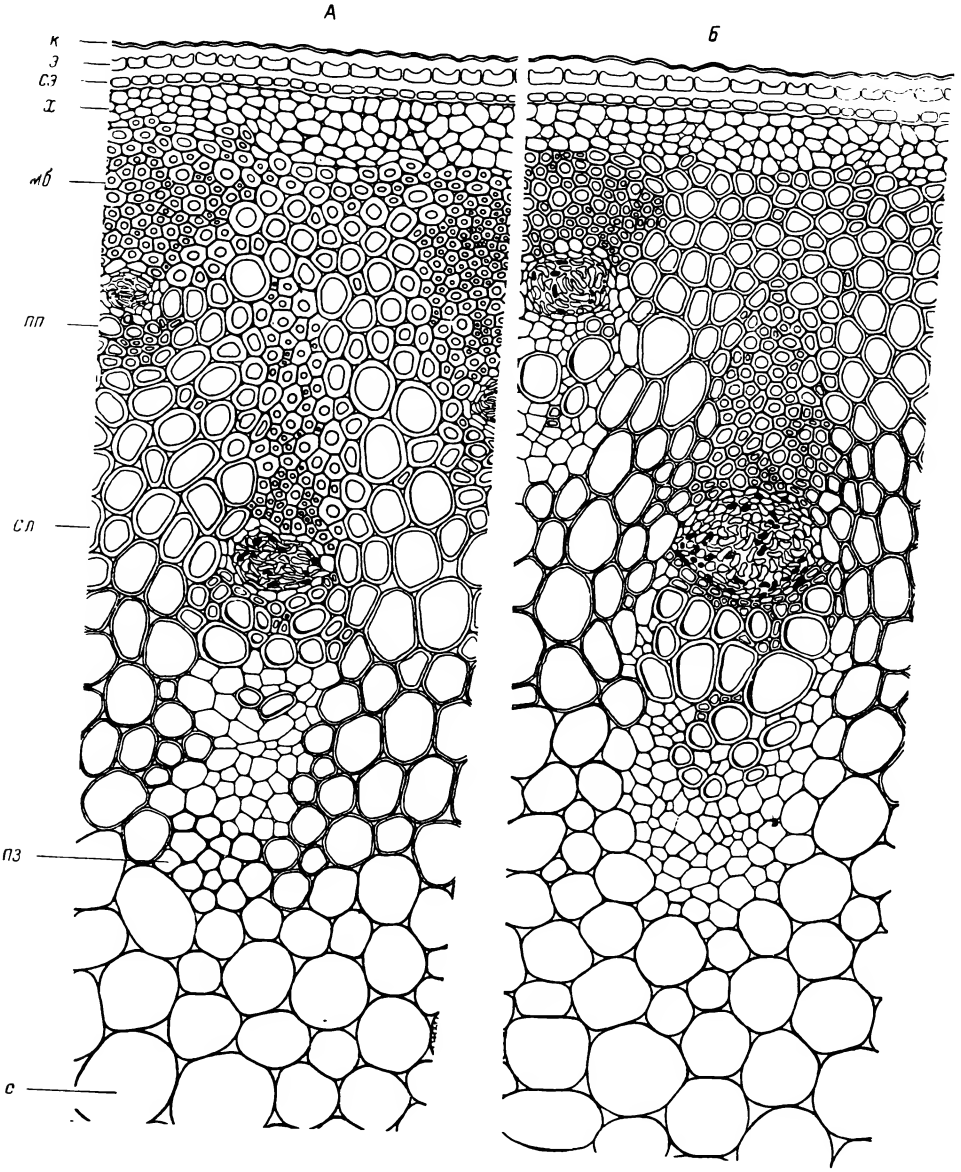


Рис. 3. Поперечные срезы средней части цветоносных стеблей *Delphinium semibarbatum*.

А — в ущелье р. Кондары, *Б* — в Ботаническом саду г. Душанбе; *к* — кутикула; *э* — эпидермис, *сэ* — субэпидермис, *х* — хлоренхима, *мв* — механические волокна, *пп* — проводящий пучок, *сл* — сердцевинный луч, *пз* — перимедуллярная зона, *с* — сердцевина.

ческий сад г. Душанбе, приспосабливаются к новым условиям, значительно изменяя сезонный ритм. Как видно из рис. 4, этот вид в Ботаническом саду начинает вегетировать намного раньше — в марте. В это время в ущелье р. Майхуры еще лежит снег. Соответственно этому в более ранние календарные сроки (почти на 2 месяца) наступают и проходят последующие фенофазы. Фазы развития репродуктивного по-

бега и бутонизации у растений в ущелье р. Майхуры и в Ботаническом саду были одинаковы по длительности (50 и 51 день).

Примечательно, что суммы среднесуточных температур, которые потребовались растениям для прохождения этих фаз, были довольно близкими: в ущелье р. Майхуры — 918°, а в Ботаническом саду — 863°.

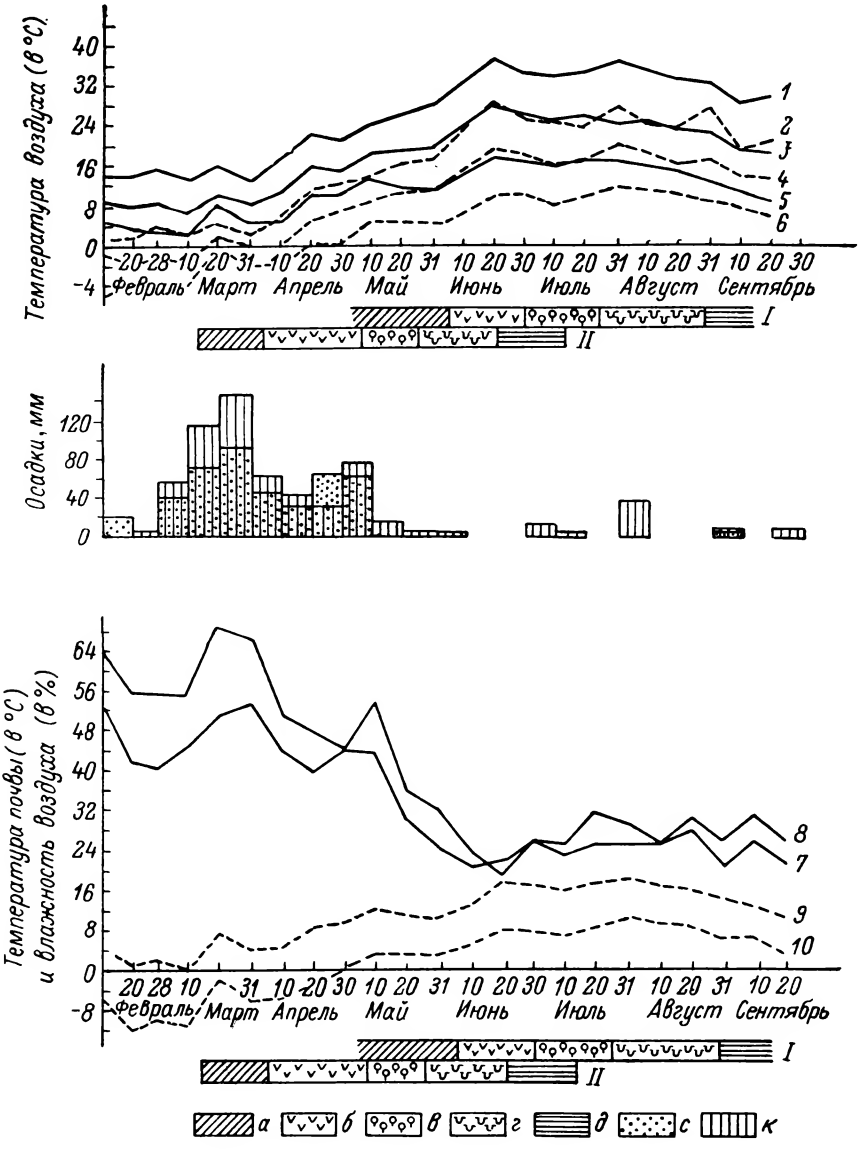


Рис. 4. Фенологические фазы у *Delphinium biternatum*, произрастающего в ущелье р. Майхуры (*I*) и интродуцированного в Ботанический сад г. Душанбе (*II*).

а — фаза вегетации, *б* — фаза развития репродуктивного побега, *в* — фаза бутонизации, *г* — фаза цветения, *д* — фаза плодоношения; *1* — среднедекадная максимальная температура воздуха в Ботаническом саду, *2* — то же в ущелье р. Майхуры, *3* — среднедекадная среднесуточная температура воздуха в Ботаническом саду, *4* — то же в ущелье р. Майхуры, *5* — среднедекадная минимальная температура воздуха в Ботаническом саду, *6* — то же в ущелье р. Майхуры, *7* — среднедекадная минимальная относительная влажность воздуха в Ботаническом саду, *8* — то же в ущелье р. Майхуры, *9* — среднедекадная температура поверхности почвы в Ботаническом саду, *10* — то же в ущелье р. Майхуры; *с* — осадки в Ботаническом саду, *к* — то же в ущелье р. Майхуры.

Продолжительность фазы цветения *D. biternatum* в Ботаническом саду сократилась на 8 дней, что, видимо, связано с более низкой минимальной относительной влажностью воздуха и более высокими макси-

мальными температурами в этот период. Сумма среднесуточных температур, необходимая для прохождения фазы цветения, у растений в Ботаническом саду составляла 670.4° (за 26 дней), а в ущелье р. Майхуры — 676.6° (за 35 дней); следовательно, для прохождения фазы цветения в том и другом случае нужна одинаковая сумма температур.

Следует отметить, что смещение фенофаз, которое привело к тому, что сезонный ритм климатических факторов нового района стал соответствовать жизненному ритму данного вида, происходило постепенно, в течение трех лет; лишь после этого переселенные растения впервые зацвели.

В изменении ритма сезонного развития проявилась пластичность данного вида, его приспособление к новым условиям среды.

Каждое растение обладает определенной амплитудой приспособляемости к условиям среды (Bonnier, 1890, и др.), причем у разных видов пределы приспособляемости сильно варьируют.

Измерения модельных растений *D. biternatum* показали, что в условиях культуры они стали мощнее по сравнению с естественными условиями (ущелье р. Майхуры). Так, прикорневые и стеблевые листья стали крупнее почти в 2 раза. В ущелье р. Майхуры высота репродуктивных побегов равна 102—140 см, длина соцветий 20—32 см, количество цветков в соцветии 23—40, а в условиях культуры в Ботаническом саду г. Душанбе высота репродуктивных побегов достигла 170—200 см, длина соцветий — 50—60 см, количество цветков в соцветиях составляло 47—50. Однако среднее количество листьев на цветоносных стеблях осталось таким же, удлинились только междоузлия.

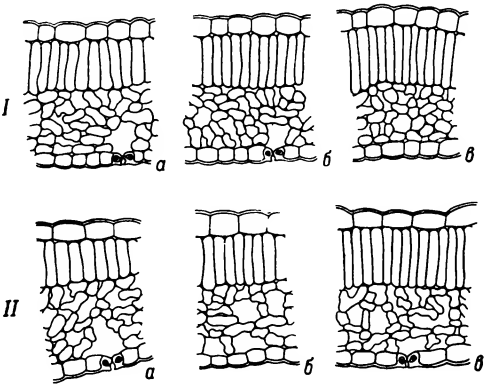


Рис. 5. Поперечные срезы листьев *Delphinium biternatum*, произрастающего в ущелье р. Майхуры (*I*) и в Ботаническом саду г. Душанбе (*II*).

а — прикорневые листья, *б* — листья средней части цветоносного стебля, *в* — листья верхней части цветоносного стебля.

Изучение анатомического строения листьев *D. biternatum* из ущелья р. Майхуры и из Ботанического сада показало, что у переселенных растений расположение губчатой паренхимы стало более рыхлым и ее клетки приобрели в известной мере лопастную форму (вместо округлой); при этом увеличился и размер клеток (рис. 5). Однако общий план строения листа не изменился.

Количество клеток верхнего эпидермиса и число устьиц нижнего эпидермиса на единицу площади в Ботаническом саду г. Душанбе стало

ТАБЛИЦА 2

Количество клеток верхнего эпидермиса и число устьиц на нижнем эпидермисе в поле зрения микроскопа (20×10) *Delphinium biternatum* (n=30)

Место сбора образцов	Число клеток				Число устьиц			
	$\bar{x}$	σ	$\bar{m}$	t	$\bar{x}$	σ	$\bar{m}$	t
Ущелье р. Майхуры	29.7	4.7	1.06	4.76	22.7	3.8	0.4	3.88
Ботанический сад г. Душанбе	21.7	5.8	1.3	4.76	19.2	3.4	0.4	3.88

меньше (табл. 2). Уменьшение числа устьиц на единицу площади можно объяснить увеличением размеров листовой пластинки.

У растений *D. biternatum,* переселенных в Ботанический сад, обнаружены следующие изменения в анатомическом строении цветоносных стеблей (рис. 6). Оболочки клеток эпидермиса стали тоньше, а их внешние стенки занимают на поперечном срезе половину площади клетки,

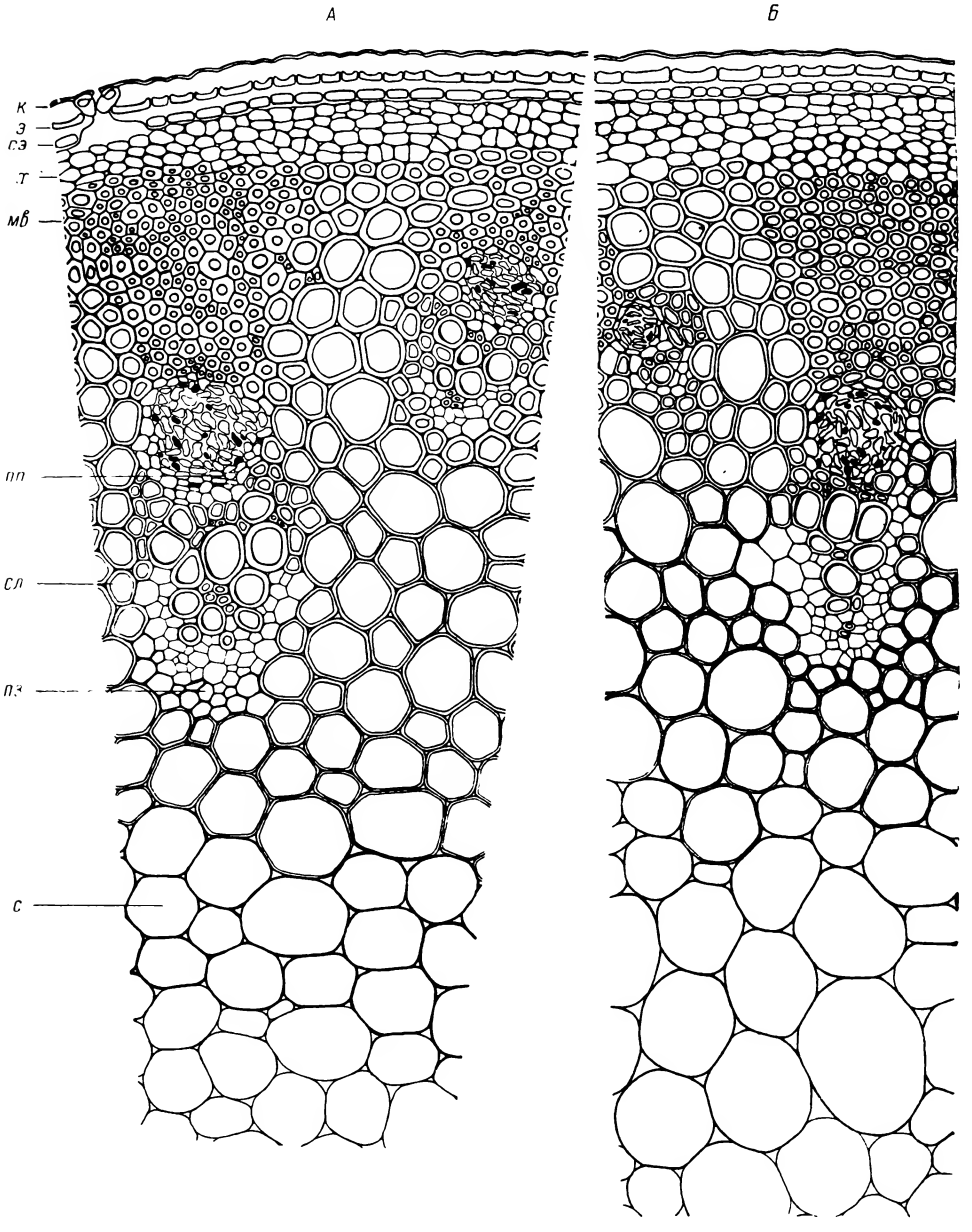


Рис. 6. Поперечные срезы средней части цветоносных стеблей *Delphinium biternatum.*

А — в ущелье р. Майхуры, *Б* — в Ботаническом саду г. Душанбе, *к* — кутикула, *э* — эпидермис, *сэ* — субэпидермис, *х* — хлоренхима, *мв* — механические волокна, *пз* — перимедуллярная зона, *сл* — сердцевинный луч, *с* — сердцевина, *пп* — проводящий пучок.

в то время как у растений в естественных условиях (в ущелье р. Майхуры) внешние стенки эпидермиса занимают две трети площади клетки (рис. 6). Внешние стенки клеток субэпидермального слоя у растений в Ботаническом саду также стали тоньше и занимают меньше половины

площади клетки, тогда как у растений в ущелье р. Майхуры они занимают половину площади клетки (на поперечном срезе).

Клетки хлорофиллоносной паренхимы, находящиеся под субэпидермальным слоем, у растений в Ботаническом саду имеют более округлую форму и расположены более рыхло.

Механические волокна над проводящими пучками (на поперечных срезах) имеют менее утолщенные оболочки и более широкие просветы. Определение отношения площади механических волокон к площади всего проводящего пучка (проведенного весовым методом) показало, что у растений в Ботаническом саду механических тканей над проводящими пучками на 3% меньше.

Паренхимные клетки сердцевинных лучей у растений в Ботаническом саду также имели более тонкие и слабее одревеснев шие оболочки.

Нами отмечено, что в фазе цветения оболочки клеток сердцевины репродуктивных побегов *D. biternatum* не одревеснев ают как в условиях культуры в г. Душанбе, так и в природе (в ущелье р. Майхуры) и ее клетки крахмала не содержат. Эта особенность может быть использована как диагностический признак для различения репродуктивных побегов *D. biternatum* и *D. semibarbatum*, у последнего (как отмечалось выше) оболочки клеток сердцевины в фазе цветения одревеснев шие, а ее клетки содержат крахмал.

На первый взгляд кажется странным, что растения, переселенные в более засушливые условия, приобретают мезоморфное строение. Однако следует учесть, что при этом у растений фенофазы сдвигаются на значительно более ранние календарные сроки (почти на 2 месяца), благодаря чему они оказываются в более мягких условиях существования, чем в естественных местах обитания.

Мы полагаем, что приспособление переселенных растений *D. semibarbatum* и *D. biternatum* к новым условиям среды путем сдвига фенофаз на более ранние календарные сроки не является вновь приобретенным свойством, а представляет собой выражение потенциальных возможностей варьирования их развития (в зависимости от среды), возникших в процессе эволюции.

Заключение

Delphinium semibarbatum Biennert ex Boiss. легко перенес переселение из ущелья р. Кондары в Ботанический сад г. Душанбе; он зацвел на следующий год. Это объясняется тем, что переселение было осуществлено в пределах его ареала. Приспособление растений к несколько более напряженному гидротермическому режиму в Ботаническом саду происходило путем сдвига фенофаз на более ранние календарные сроки и приобретения некоторых ксероморфных черт.

Delphinium biternatum Huth оказался трудноинтродуцируемым видом. При переселении из ущелья р. Майхуры в Ботанический сад г. Душанбе он зацвел только на четвертый год. Трудность акклиматизации объясняется тем, что г. Душанбе находится за пределами его ареала. Приспособление этого вида путем сдвига фенофаз проходило постепенно, год от года, на все более ранние сроки, пока, наконец, ритм развития растений не стал соответствовать характеру климатических условий нового местообитания. Таким образом, в результате смещения фенологического развития на 2 месяца *D. biternatum* «ушел» от неблагоприятных условий и благодаря этому оказался даже в более мягких условиях, чем в естественных местообитаниях. Этим объясняется более пышное развитие интродуцированных растений и усиление мезоморфных признаков в их анатомическом строении.

Мы установили, что для прохождения фаз развития репродуктивного побега и бутонизации, а также фазы цветения в естественных условиях и в культуре для *D. semibarbatum* и *D. biternatum* необходимы более или менее одинаковые суммы температур. Видимо, растения нуждаются

не только в определенной сумме положительных температур в период их вегетации, но для прохождения любой фенологической фазы также требуется более или менее постоянное количество тепла, различное у разных видов.

За ценные советы выражаем благодарность Г. Э. Шульцу и В. И. Василевичу.

ЛИТЕРАТУРА

Аврорин Н. А. (1953а). Акклиматизация и фенология. Бюлл. Главн. бот. сада, 16. — Аврорин Н. А. (1953б). Теоретические итоги переноса и акклиматизации растений Полярно-Альпийским ботаническим садом. В кн.: Тезисы совещания по теории и методам акклиматизации растений. М.—Л. — Ахвердов А. А., Н. В. Мирзоева. (1964). Поведение альпийских растений, перенесенных в зону каменистой полынной полупустыни. Тр. БИН АН АрмССР, 14. — Базилевская Н. А. (1950). Ритм развития и акклиматизации травянистых растений. В кн.: Растение и среда, 2. — Базилевская Н. А. (1964). Теория и методы интродукции растений. — Бородин Е. С. (1963). Формирование куста и сдвиги в ритме сезонного развития у памирского клинэлимуса поникшего в условиях г. Ташкента. В кн.: Интродукция и акклиматизация растений, 2. — Бородин Е. С. (1966). Морфологические особенности высокогорных растений аридной зоны при интродукции в условиях равнины. — Василевская В. К. (1941). Анатомическое строение плодовых Копет-Дага в различных условиях культуры. Сов. бот., 1—2. — Василевская В. К. (1954). Формирование листа засухоустойчивых растений. — Иванов В. И. (1905). Суммы температур, нужные некоторым растениям Санкт-Петербурга для их зацветания. — Иванская Э. Н. (1967). Пути структурной специализации высокогорных растений (на примере интродуцированных растений Центрального Кавказа). Зап. Центр. Кавказск. отд. Всесоюзн. бот. общ., 2. — Корчагина Н. И. (1964). Биолого-морфологические изменения интродуцированных в Хибины среднеазиатских эфемеров. Бот. журн., 49, 7. — Корчагина Н. И. (1965). Некоторые анатомические изменения листа у среднеазиатских эфемеров, интродуцированных в Хибины. Бот. журн., 50, 5. — Кудряшев С. Н. (1934). Материалы по фенологии растений флоры Средней Азии в условиях культуры. Тр. Бот. сада САГУ, 9. — Куклина Л. А. (1961). Сравнительная анатомия вегетативных органов растений семейства лютиковых. Бюлл. Глав. бот. сада, 42. — Магакян А. К. и Н. В. Мирзоева. (1940). Материалы по феноэкологии некоторых дикорастущих видов Армянской ССР, культивируемых в Ереванском ботаническом саду. Бюлл. Бот. сада Ереванск. бот. инст., 2. — Новосельцева Н. П. (1965). Некоторые особенности анатомического строения живокости высокой, сетчатоплодной, спутанной. Растит. ресурсы, 1, 2. — Полунина Н. Н. (1950). Среднеазиатские эфемеры в условиях Москвы. Бюлл. Глав. бот. сада АН СССР, 7. — Райкова И. А., Е. С. Бородин. (1961). Сдвиги в онтогенезе у памирского терескена в условиях Ташкента. Тр. Ташкентск. гос. унив., 187. — Убайдуллаев У. (1959). Образование изопалисадных листьев у *Delphinium*. Узб. биолог. журн., 1. — Шавров Л. А. (1961). Эколого-географическая закономерность структурной изменчивости интродуцированных растений. Бот. журн., 46, 3. — Bonnier G. (1890). Cultures experimentales dans les Alpes et les Pyrene. Rev. Gen. Bot., 2. — Braun A. (1856). Ueber den Blüthenbau der Gattung *Delphinium*. — Haccius B. (1955). Schizokotylie und Pleiokotylie bei *Delphinium* ajacis. Ztschr. induct Abstam- und Vererbungslehre, 86, 4. — Lenfant C. (1897). Contribution à l'anatomie des Renonculacees. Le genre *Delphinium*. Memoires Soc. Roy. Sci. Loege, ser. 2, 19. — Metcalfe C. R., L. Chalk. (1950). Anatomy of Dicotyledons, 122. — Thomas E. (1914). Seedling anatomy of *Ranales*, *Rhoedales* and *Rosales*. Ann. Bot., 28, 92.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 22 VII 1969).

УДК 581.135.52 : 581.822 : 581.821.2 : 582.475.4 (571.6)

П. Б. Раскатов и В. М. Еремин

СМОЛОНОСНАЯ СИСТЕМА В КОРЕ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ СОСЕН *PINUS KORAIENSIS* SIEB. ET ZUCC., *P. PUMILA* (PALL.) RGL. И *P. FUNEBRIS* KOM.

С 2 рисунками

P. B. RASKATOV AND V. M. ERIOMIN. RESINIFEROUS SYSTEM IN THE BARK OF THE FAR EASTERN PINES *PINUS KORAIENSIS* SIEB. ET ZUCC., *P. PUMILA* (PALL.) RGL. AND *P. FUNEBRIS* KOM.

Показано, что в коре дальневосточных сосен имеется хорошо развитая система, представленная основными и дополнительными вертикальными смоляными ходами первичной коры и горизонтальными ходами во флоэме. Обладая рядом сходных черт, смолоносная система коры у исследованных видов сосен имеет существенные специфические особенности (количество ходов, характер размещения основных и дополнительных ходов, их соединение между собой и др.); благодаря этому она может служить надежным диагностическим признаком. Среди исследованных видов сосен наиболее развитой смолоносной системой коры обладает кедр корейский.

Строение смолоносной системы в коре хвойных имеет определенное значение для диагностики систематических групп и при изучении устойчивости этой группы древесных растений к различным вредителям. Сведений о смоляных ходах коры очень мало, имеющиеся же данные касаются в основном европейских и североамериканских видов (Иванов, 1939, 1961; Раздорский, 1949; Проказин, 1959; Крушев, 1964; Schubert, 1966, 1967, и др.).

В настоящей статье изложены результаты наших исследований смолоносных систем трех дальневосточных сосен: *Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc., *P. pumila* (Pall.) Rgl. и *P. funebris* Kom.

Исследовались взрослые 60—80-летние деревья кедра корейского (Приморье, Артемовский лесхоз), сосны могильной (Приморье, Майхинский лесхоз) и кедрового стланика (Сахалин, Тымовский лесхоз). В оптимальных для каждого вида условиях произрастания брались 1-, 2-, 3- и 5-летние побеги примерно одинаковой степени развития, а также образцы коры из стволовой части дерева. Материал для изготовления постоянных препаратов фиксировался в смеси спирта и глицерина (1 : 1). Временные препараты готовились при помощи бритвы (от руки) из живых побегов. Изготовление постоянных препаратов производилось по обычной методике (Прозина, 1960). Исследование поперечных, радиальных и тангентальных срезов и их фотографирование выполнено с помощью микроскопа МБИ-6.

Измерения производились винтовым окуляр-микрометром МОВ-1. Количество смоляных ходов на срезах побегов подсчитывали под лупой, для чего брали по 100 образцов от каждого вида. Измерение элементов смоляных ходов проводили на 25 основных и 10 дополнительных ходах в верхней, средней и нижней части побега. Данные измерений обработаны методами математической статистики.

Смолоносная система у исследованных видов сосен представлена вертикальными ходами в первичной коре и горизонтальными во флоэме.

По своему расположению, величине, происхождению и роли смоляные ходы первичной коры неодинаковы, что дает основание разделять их на 2 типа — основные и дополнительные. По структуре оба типа ходов аналогичны: изнутри они выстланы эпителиальными клетками, число которых и размеры варьируют в зависимости от диаметра хода. В основных ходах число их у всех сосен обычно равно 40—45, но может достигать 50 и более, в дополнительных — 25—30. Эпителиальные клетки все живые, с крупным ядром и зернистой цитоплазмой, заполняющей всю полость клетки. На поперечном срезе они прямоугольны.

Толщина клеток составляет от 10 до 30 мк у *Pinus koraiensis* и *P. funebris* и 6—10 мк у *P. pumila*. На продольных срезах видно, что клетки вытянуты по оси смоляного хода и плотно прилегают друг к другу. За слоем эпителиальных клеток располагается один слой живых клеток сопровождающей паренхимы, так же плотно прилегающих друг к другу. Клетки эти отличаются от эпителиальных большими размерами и округлой формой. Снаружи от них расположены еще 1—2 обычно неполных слоя клеток сопровождающей паренхимы, к которым плотно примыкают живые клетки первичной коры.

На поперечном срезе основные смоляные ходы обычно эллипсовидные, большая ось их ориентирована по окружности побега. Дополнительные ходы на поперечном срезе в большинстве своем имеют форму правильного круга. Количество ходов у каждого вида сосны довольно определенно (табл. 1). Как видно из таблицы, больше всего основных ходов у сосны могильной (21); у кедра корейского и стланика в однолетних побегах число их одинаково, но с возрастом у стланика число их уменьшается. Количество дополнительных ходов больше всего у кедра корейского.

ТАБЛИЦА 1

Количество основных и дополнительных ходов в верхушечных побегах кедра корейского, сосны могильной, кедрового стланика

Вид	Место среза побега	Возраст побега (лет)							
		1		2		3		5	
		основные	дополнительные	основные	дополнительные	основные	дополнительные	основные	дополнительные
Pinus koraiensis	Верх	13	45	13	51	13	55	13	48
	Середина	13	107	13	73	13	60	13	61
	Низ	13	105	13	62	13	58	13	56
P. pumila	Верх	13	23	13	23	13	25	11	18
	Середина	13	20	12	40	12	26	12	22
	Низ	13	42	13	32	12	31	12	28
P. funebris	Верх	21	6	21	5	21	6	—	—
	Середина	21	5	21	5	21	5	—	—
	Низ	21	10	21	6	21	5	—	—

Расположение ходов на поперечном срезе весьма характерно для каждого вида сосны (рис. 1). Основные ходы у всех сосен расположены в один круг близко к флоэме, примерно на одинаковом расстоянии друг от друга; дополнительные ходы имеют различное расположение. У *P. funebris* их очень мало, они располагаются в первичной коре между кругом основных ходов и перидермой (рис. 1, *В*). У *P. pumila* дополнительные ходы располагаются кольцом снаружи от круга основных ходов (рис. 1, *Б*). В однолетних побегах этот круг выражен хуже, так как много ходов расположено в ребрах побега. В побегах большего возраста, имеющих округлую форму в поперечнике, круг дополнительных ходов выражен более четко. Кроме того, имеется некоторое количество ходов, расположенных между этими кругами и за кругом дополнительных ходов. У *P. koraiensis* (рис. 1, *А*) дополнительные смоляные ходы образуют довольно ясно выраженный шестиугольник снаружи от круга основных ходов. Значительная часть дополнительных ходов расположена по обе стороны границ шестиугольника.

На радиальных и тангентальных срезах основные смоляные ходы имеют вид трубочек, проходящих через весь годичный прирост. Это естественно, так как рост побега в длину происходит главным образом

за счет вытягивания оси верхушечной почки, которая заключает в себе зачатки всех элементов будущего побега.

Диаметр смоляных ходов на протяжении побега не остается строго постоянным, иногда происходит образование местных расширений в виде вздутий. У кедра корейского и сосны могильной слияния соседних ходов и их разветвлений почти не наблюдается, чем и объясняется одинаковое количество их на поперечных срезах в любой части побега. У стланика слияние и разветвление ходов довольно обычны, особенно у побегов старше одного года.

Число ходов в верхушечной почке обычно не соответствует числу ходов (основных) в побеге. На поперечном срезе почки их насчитывается на 2—3 меньше. Формируются же эти 2—3 хода из смоляных ходов боковых почек мутовки под верхушечной почкой. Часть ходов этих почек сливается с ходами верхушечной почки, а меньшая часть занимает место среди основных ходов побега.

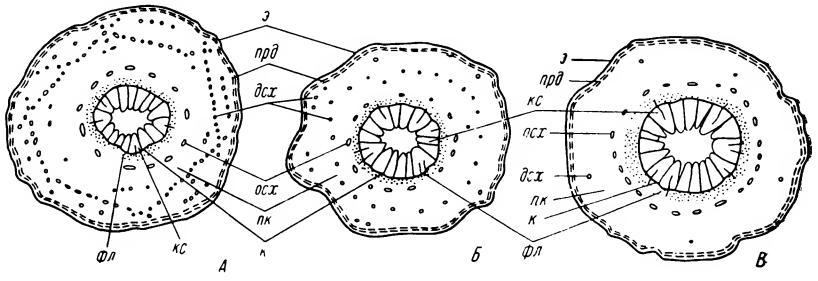


Рис. 1. Схема расположения смоляных ходов сосен на поперечном срезе.

А — Pinus koraiensis, Б — Pinus pumila, В — Pinus funebris, э — эпидермис; *прд* — перидерма; *пк* — первичная кора; *фл* — флоэма; *к* — камбий; *кс* — ксилема; *осх* — основной смоляной ход; *дсх* — дополнительный смоляной ход (увел. 10.)

Диаметры основных ходов приведены в табл. 2. Как видно, только у *P. funebris* колебания диаметров просветов ходов в тангентальном направлении незначительны на протяжении всего побега, по радиусу же ствола размеры ходов несколько увеличиваются к вершине побега. У *P. pumila* ходы также расширяются к вершине побега. У *P. koraiensis* наблюдается противоположная картина — ходы расширяются к основанию побега. Указанные явления у всех сосен выражены достаточно устойчиво лишь в 1—2-летних побегах, в побегах старшего возраста диаметры ходов почти не изменяются.

Наибольшие диаметры просветов имеют ходы у кедра корейского; у сосны могильной и стланика они почти одинаковы и примерно в 2 раза меньше, чем у кедра корейского. Мы полагаем, что в иных условиях, в другом возрасте абсолютные размеры диаметров смоляных ходов могут быть иными.

Довольно четко выражена у всех сосен тенденция к увеличению размеров ходов на поперечном срезе с возрастом побега. Варьирование размеров ходов малое и среднее (*C* не более 30%).

Дополнительные смоляные ходы начинаются в укороченных побегах. В первичную кору основного побега их входит у кедра корейского 6 (от каждого укороченного побега), у сосны могильной — 2, у стланика — 2—4.

Весьма специфичны для каждого вида не только картина распределения дополнительных ходов на поперечном срезе (о чем мы упоминали выше), но и соединение их с основными на радиальных срезах (рис. 2). Наиболее интересна и сложна схема соединения у кедра корейского (рис. 2, *А*). Из 6 дополнительных ходов, внедряющихся в кору основного побега, 2 почти сразу соединяются с основными ходами, 2 направляются вверх и 2 вниз. При этом ходы, идущие вверх от укороченного побега, сливаются с ходами, идущими вниз от вышележащих укорочен-

ТАБЛИЦА 2

Размеры основных смоляных ходов дальневосточных сосен

Вид	Возраст побега (лет)	Место среза побега	Диаметры просветов ходов (в мк)							
			тангентальные размеры				Радиальные размеры			
			$M_{min} - M_{max}$	$M \pm m$	c	t	$M_{min} - M_{max}$	$M \pm m$	c	t
Pinus koraiensis	1	Верх	450—675	535 ±10.5	9.8	0.4	265—380	329 ±7.3	12.0	2.7
		Середина	455—660	526 ±20.4	19.5	—	215—385	301 ±10.8	18.0	—
		Низ	570—1010	645 ±33.2	25.8	3.09	245—310	272 ±3.5	6.5	2.66
	2	Верх	695—810	750 ±6.4	4.3	3.4	240—550	399 ±15.3	19.0	3.3
		Середина	605—1000	829 ±22.5	13.0	—	320—585	471 ±15.3	17.7	—
		Низ	1025—1200	1110 ±10.2	4.6	11.4	330—620	470 ±15.7	16.4	0.05
	3	Верх	820—1100	906 ±10.8	6.0	0.1	230—485	357 ±13.9	19.5	1.6
		Середина	800—1100	909 ±12.9	7.1	—	225—450	327 ±12.5	10.9	—
		Низ	785—1100	910 ±14.0	7.7	0.1	205—420	317 ±14.4	22.0	0.63
	5	Середина	805—1450	1185 ±37.2	15.7	—	410—520	440 ±6.7	11.8	—
Pinus pumila	1	Верх	210—425	292 ±13.2	22.6	5.04	100—195	168 ±2.1	8.0	6.8
		Середина	175—310	220 ±5.6	13.0	—	95—200	139 ±3.5	12.7	—
		Низ	155—280	213 ±5.6	12.9	0.9	95—180	124 ±3.5	14.6	3.1
	2	Верх	405—805	560 ±20.9	17.7	3.01	95—190	131 ±3.2	12.0	0.45
		Середина	305—620	471 ±21.0	22.0	—	100—160	129 ±3.3	12.3	—
		Низ	355—610	482 ±15.6	16.1	0.4	95—155	125 ±3.2	9.5	0.5
	3	Верх	315—620	510 ±19.3	18.9	3.4	150—210	180 ±3.0	8.5	0.9
		Середина	310—525	424 ±16.1	19.0	—	140—205	176 ±3.3	9.6	—
		Низ	250—565	395 ±16.5	20.9	1.3	135—200	167 ±2.4	7.3	2.2
	5	Середина	415—670	531 ±12.0	11.3	—	145—200	172 ±3.3	9.5	—
Pinus funebris	1	Верх	250—400	335 ±7.4	11.0	2.5	210—300	253 ±4.4	8.8	15.4
		Середина	200—380	302 ±11.4	18.3	—	100—200	152 ±5.0	16.5	—
		Низ	200—425	345 ±13.8	19.0	2.48	100—190	151 ±4.36	14.4	0.16
	2	Верх	380—500	466 ±6.0	6.5	1.14	160—230	190 ±3.8	10.1	4.4
		Середина	400—500	457 ±5.2	5.7	—	100—200	161 ±5.5	17.0	—
		Низ	395—515	462 ±6.6	7.1	0.6	100—215	156 ±5.6	18.0	0.64
	3	Середина	415—500	460 ±4.8	5.2	—	200—305	258 ±5.4	10.6	—

ных побегов; на радиальном срезе все эти ходы образуют неправильный параллелограмм. У сосны могильной (рис. 2, *В*) оба хода укороченного побега очень быстро сливаются с основными ходами, поэтому на поперечных срезах их немного. У кедрового стланика 2 дополнительных хода идут вниз, постепенно приближаясь к основным, и сливаются с ними на значительном расстоянии от укороченного побега. 2 дополнительных хода идут вверх и обычно заканчиваются слепо или же сливаются с ходами, идущими вниз от укороченных побегов, расположенных выше.

Описанные схемы соединения ходов типичны, но наблюдаются и исключения. Довольно часто дополнительные ходы у кедра и стланика не соединяются с основными, а идут на некотором протяжении побега параллельно им и заканчиваются слепо. Очень редко дополнительные ходы входят в круг основных, увеличиваются в размерах и идут до конца побега в одном ряду с основными.

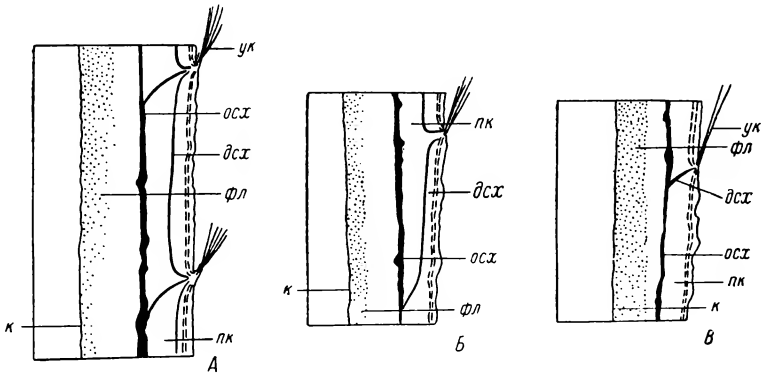


Рис. 2. Схема соединения смоляных ходов на радиальном срезе.

А — Pinus koraiensis, Б — Pinus pumila, В — Pinus funebris; *осх* — основной смоляной ход; *дсх* — дополнительный смоляной ход; *к* — камбий; *пк* — первичная кора; *фл* — флоэма; *ук* — укороченный побег (увел. 10).

Размеры поперечников дополнительных ходов у разных видов сосен сравнительно близки: они колеблются от 50 до 400 мк у кедра, от 50 до 250 мк у сосны могильной и в пределах 50—200 мк у кедрового стланика.

Как уже отмечалось, кроме системы вертикальных смоляных ходов первичной коры, во флоэме сосен имеются горизонтальные ходы. Расположены они только в лубяных лучах и с вертикальными не соединяются. На поперечном срезе флоэмы они имеют извилистую форму, характерную для лубяных лучей. Канал таких смоляных ходов по мере удаления от камбия расширяется. На радиальном срезе хорошо видно, что каналы иногда образуют ряд местных шарообразных расширений. В молодой коре горизонтальные ходы всегда заканчиваются булавовидными расширениями. В прикамбиальной части поперечник смоляных ходов равен в среднем 70—90 мк, в периферической в 4—8 раз больше.

У сосны могильной и кедра корейского первичная кора сохраняется примерно до середины ствола; ниже внутренние слои перидермы отчленяют первичную кору и она входит в состав корки; вследствие этого вертикальная смолоносная система коры полностью отмирает. У кедрового стланика это явление наблюдается позднее — почти у основания ствола.

Общее число ходов во флоэме невелико; смоляной ход содержит примерно каждый 100-й луч в верхней части ствола и каждый 50-й в нижней. Однако это не означает, что на единицу площади тангентального среза их количество вниз по стволу увеличивается. Не следует забывать, что в нижней части ствола на 1 мм^2 тангентального среза смоляных ходов в 2—3 раза меньше, чем в верхней. Поэтому 1 горизонталь-

ный смоляной ход в любой части ствола приходится примерно на 1.5—2 мм^2 тангентального среза.

Горизонтальные смоляные ходы по структуре во многом подобны вертикальным: изнутри они выстланы клетками эпителия, число которых колеблется от 5—8 до 25. Эпителий окружен 2—3 слоями тонкостенных клеток сопровождающей паренхимы. Клетки эпителия и паренхимы существенно не отличаются от соответствующих клеток вертикальных ходов.

Отличий в строении, расположении и количестве горизонтальных смоляных ходов у исследованных видов сосен не отмечено.

ЛИТЕРАТУРА

Иванов Л. А. (1939). Анатомия растений. — Иванов Л. А. (1961). Биологические основы добывания терпентина в СССР. — Крушев Л. Т. (1964). Смоляные ходы почек и побегов сосны. В сб.: Ботаника. Исследования, VI. — Прозина М. Н. (1960). Ботаническая микротехника. — Проказин Е. П. (1959). Опыт и достижения по селекции лесных пород. — Раздорский В. Ф. (1949). Анатомия растений. — Schubert K. (1966). Das Problem der Harzbildung in Holz und Rinde von *Pinus nigra* Arn. II. Die Harzbildung im wundnahen Gewebe. (Die Radialschnitte). Angew. Bot. 40, 1—2. — Schubert K. (1967). Das Problem der Harzbildung in Holz und Rinde von *Pinus nigra* Arn. III. Die Harzbildung im wundnahen Gewebe. (Die Quer- und Tangentialschnitte). Angew. Bot., 40, 5.

Дальневосточный научно-исследовательский институт лесного хозяйства,
г. Хабаровск
и
Воронежский лесотехнический институт.

(Получено 16 II 1970).

УДК 581.331.2 : 592.948.2

В. А. Верещагина

МИКРОСПОРОГЕНЕЗ У ГИНОДИЭЦИЧНОГО ВИДА *ECHIUM VULGARE* L.

С 5 рисунками

V. A. VERESHCHAGINA. MICROSPOROGENESIS IN THE GYNODIOECIOUS *ECHIUM VULGARE* L.

E. vulgare — гинодиэцичное растение. Причиной стерильности пыльцы и появления функционально женских растений являются нарушения мейоза при образовании микроспор. Образующиеся микроспоры дегенерируют после цитокинеза.

В обоеполых цветках образование микроспор и пыльцы не обнаруживает особых отклонений от нормы, пыльца высокофертильна.

Цветковые отличаются большим разнообразием половых форм в пределах одного вида. Их описание было сделано еще Ч. Дарвином в 1877 г. (см. Дарвин, 1948), труд которого до сих пор является наиболее полной сводкой по этому вопросу.

Изучение механизмов, определяющих развитие разных сексуальных форм у покрытосеменных, было начато Корренсом (Correns, 1907, 1928). Позднее эти вопросы рассматривались многими исследователями (Wettstein, 1924; Бреславец, 1934; Розанова, 1935; Рыжков, 1936, 1966; Allen, 1940; Lewis, 1946; Минина, 1949; Westergaard, 1958; Минина, 1962; Джапаридзе, 1963—1965). Однако разные формы цветков до настоящего времени лучше изучены с морфологической стороны и совершенно недостаточно с цитологической, цитоэмбриологической и генетической.

Одним из типов полового диморфизма цветковых является гинодиэция, более подробно изученная у некоторых губоцветных (Linnert, 1955, 1958; Plack, 1957; Пономарев, 1959). Генетический контроль гинодиэции, по

утверждению Уильямса (1968), представляет крайне противоречивую картину; поэтому разные виды нуждаются в дифференцированном подходе и особом изучении.

К числу гинодиэцичных растений относится синяк обыкновенный (*Echium vulgare* L.). Гинодиэция *E. vulgare* описана еще Дарвином в 1877 году (цит. по изд. 1948 г.). Он констатировал наличие разных половых форм у синяка и дал их морфологическую характеристику. В дальнейшем эти данные не пополнялись. Почти нет сведений и о других видах *Echium*; лишь Кнут (Knuth, 1899—1905) упоминал о разделении полов у *E. virescens* DC. и *E. simplex* DC.

Мы поставили задачу изучить цитоэмбриологию *E. vulgare* с целью выяснения возможных причин гинодиэции. В этом сообщении излагаются результаты исследования микроспорогенеза у синяка обыкновенного.[1]

Данные об эмбриологии *E. vulgare* нам неизвестны. Имеются лишь весьма фрагментарные сведения по эмбриологии некоторых бурачниковых, приводимые в сводке Шнарфа (Schnarf, 1931) и в работе Штрея (Strey, 1931).

Материал и методика

Исследование проведено на постоянных препаратах. Для фиксации использовались уксусный алкоголь (3 : 1) и хромацетоформол по Навашину (10 : 4 : 1). Проводка, парафинирование и окраска фиксированного материала велись обычным способом (Прозина, 1960). Толщина микротомных срезов 10—12 мк, производилась окраска железным гематоксилином по Гейденгейну с подкраской цитоплазмы эозином и светлым зеленым.

Материал для изучения *E. vulgare* был собран в учебном лесном хозяйстве «Предуралье» Пермского университета в 1967—1970 гг. На территории учлесхоза много лет назад синяк обыкновенный высевался как медонос, но затем он одичал и в настоящее время образует небольшую самовозобновляющуюся популяцию. Собранные семена были использованы для посева весной 1967 года. Отдельно были высеяны семена с женских и обоеполых растений. В дальнейшем для посевов мы использовали семена, ежегодно собираемые с растений на делянках. С этих же растений брали часть соцветий для фиксации. Фиксировали завитки, содержащие бутоны на разных стадиях развития. Это позволило на одном срезе изучать от 4 до 6 цветков. Материал фиксировался не менее чем с 50 растений.

Рисунки сделаны с помощью микроскопа МБИ-3 и рисовального аппарата РА-4.

Результаты исследования

Echium vulgare — двулетнее растение. В первый год образуется прикорневая розетка, на второй — один или несколько генеративных побегов с многочисленными цветками, собранными в завитки. После созревания семян растение засыхает. У синяка существуют две формы цветков: женская и обоеполая (рис. 1). Женские цветки имеют редуцированные коричневые сморщенные пыльники на коротких тычиночных нитях. По существу сохраняется лишь высохшая стенка пыльника, его содержимое гибнет еще на стадии микроспор. Завязь и вильчатое рыльце развиты нормально. Пыльники обоеполых цветков намного крупнее, голубые, наполненные пыльцой. Женские цветки мельче обоеполых. Длина венчика у женских цветков составляет 11.19 ± 0.15 мм, у обоеполых — 16.0 ± 0.3 мм.

---

[1] Работа проводится в рамках программы антэкологических исследований, выполняемых в Пермском университете под руководством проф. А. Н. Пономарева. В работе принимали участие студенты Л. Маренина и Л. Русейкина. Я приношу им искреннюю благодарность.

Коэффициент вариации соответственно выражается числами 13.05 и 18.4%; размер венчика у обоеполых цветков варьирует сильнее, чем у женских.

Цветки обеих форм встречаются раздельно на разных растениях. Следовательно, можно говорить о растениях женских и обоеполых. Наряду с описанными хорошо выраженными формами встречаются растения с цветками промежуточного типа. Размер таких цветков близок к обоеполым, но наблюдается различная степень редукции пыльников и стерильности пыльцы.

Нами изучено развитие пыльников у обоеполых цветков синяка.

Стенка микроспорангия обычного строения. В период образования археспория клетки стенки слабо дифференцированы, но клетки тапетума отличаются более темноокрашивающейся цитоплазмой. Промежуточный слой стенки быстро резорбируется и исчезает. К началу мейоза в материнских клетках микроспор стенка микроспорангия трехслойная (рис. 2, *1*). Эпидермис и эндотеций еще не различаются, клетки тапетума крупные, с зернистой цитоплазмой.

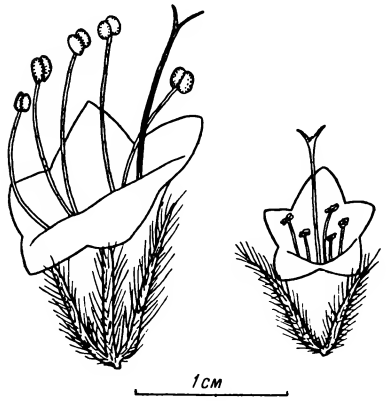


Рис. 1. Обоеполый *(слева)* и женский цветки *Echium vulgare.*

Тапетум *E. vulgare* секреторного типа, двуядерный, ядра четко видны; эти наблюдения противоречат данным Штрея (Strey, 1931), который указал, что тапетум бурачниковых, за исключением трибы Anchuseae, одноядерный. Возможно, это утверждение связано с недостаточной изученностью семейства с эмбриологической стороны.

С образованием микроспор совпадает дегенерация тапетума: цитоплазма вакуолизируется, сжимается, темнеет. К моменту обособления микроспор содержимое тапетальной клетки представляет темный комок, ядра неразличимы. Одновременно увеличиваются в размерах клетки эндотеция (рис. 2, *2*). В зрелом пыльнике тапетум разрушается, исчезает; клетки эндотеция разрастаются, их стенки приобретают утолщения (рис. 2, *3*).

Материнские клетки микроспор крупные, с цитоплазмой, сильно адсорбирующей гематоксилин (при окраске по Гейденгейну). Лептотена, зиготена и пахитена не обнаруживают каких-либо отклонений от нормы. Хромосомы в зиготене и ранней пахитене имеют вид эксцентрично лежащего в ядре клубка (рис. 3, *1*). В диакинезе хорошо различимы биваленты и светлое ядрышко (рис. 3, *2*). Конъюгация, как правило, нормальна, но в некоторых клетках были замечены кольца, цепи, восьмерки, образованные четырьмя хромосомами. Такого рода нарушения регулярно наблюдались у женской формы цветков *E. vulgare,* в обоеполых же цветках они встречались нечасто. Так, из 700 клеток на стадии диакинеза нарушения были отмечены у 70, т. е. у 10%.

Метафаза I обычного типа. Лишь у небольшого количества клеток (20 из 400) наблюдалось отставание хромосом и выброс их из веретена деления(рис. 3, *3*). Число бивалентов, подсчитанное в нормальных метафазах, равнялось 16 (2n=32). Это соответствует данным о числах хромосом, приводимым в справочнике «Хромосомные числа цветковых растений» (1969).

В анафазе I движение хромосом к полюсам упорядоченное, однако изредка (15 клеток из 400) отмечалось отставание хромосом (рис. 3, *4*).

Телофаза I (рис. 3, *5*) и все второе деление мейоза проходят почти без отклонений; только в единичных клетках на стадии метафазы II обнаружены хромосомы, не включенные в веретено деления (рис. 3, *6*).

Образование микроспор симультанное (рис. 3, *8—9*). После разрушения оболочки материнской клетки и распада тетрад микроспоры увели-

чиваются в размерах, сохраняя округло-треугольную форму (рис. 3, *10—11*).

Пыльцевые зерна *E. vulgare* трехклеточные. Очень быстро вслед за обособлением микроспор образуются вегетативное и генеративное ядра. Деление генеративного ядра завершается образованием двух спермиев (рис. 3, *11*).

Нарушения мейоза при образовании микроспор незначительно снижают фертильность пыльцы обоеполых цветков. Так, на 1500 пыльцевых зерен нежизнеспособных было 47; фертильность достигала, таким образом, 96.9%.[1] Стерильные пыльцевые зерна меньше нормальных, они имеют смятую оболочку и цитоплазму в виде темного бесформенного комка (рис. 3, *12*).

Изучение обоеполых цветков показало, что микроспорогенез и гаметогенез в них происходят без особых отклонений от нормы. Нарушения мейоза вызывают дегенерацию лишь незначительной части микроспор.

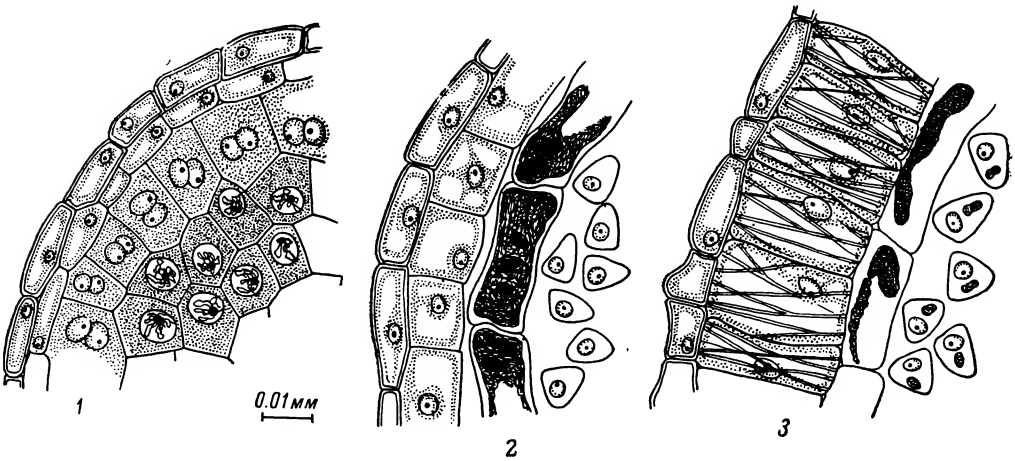


Рис. 2. Строение стенки пыльника у обоеполой формы *Echium vulgare*.

1 — стадия материнских клеток микроспор; тапетум двуядерный; *2* — дегенерация тапетума в период обособления микроспор, начало роста клеток эндотеция; *3* — эндотеций сформирован, тапетум исчезает.

В женских цветках *E. vulgare* стенка пыльника на стадии археспория имеет обычную четырехслойную структуру. Хорошо выражен эндотеций. Секреторный тапетум образован крупными двуядерными клетками (рис. 4, *1*). Материнские клетки микроспор с цитоплазмой, сильно окрашивающейся, по Гейденгейну. Преобразования ядер в разные фазы мейоза были изучены с разной степенью детальности.

Особенности поведения гомологов в пахитене не удалось проследить отчасти из-за того, что мелкие хромосомы синяка близки по размерам и сходны морфологически.

Ясно, однако, что у *E. vulgare* имеются отклонения от нормальной конъюгации гомологических хромосом, обнаруживающиеся в диплотене и диакинезе. На этих стадиях профазы I почти в любой материнской клетке видны кольца и цепи, образованные более чем двумя хромосомами (рис. 4, *4—5*). В некоторых кольцах хорошо различимы 4 хромосомы.

Метафаза I также необычна. В большей части метафазных клеток наблюдается выброс хромосом (рис. 4, *6*). Они оказываются за пределами веретена деления и располагаются по периферии клетки. Отдельные хромосомы при рассматривании делящейся клетки с экватора плохо различимы.

В анафазе I правильное распределение хромосом также нарушено: наблюдается отставание хромосом, мосты. Эти отклонения сказываются

[1] Подсчет пыльцевых зерен был сделан в 10 полях зрения на 10 препаратах при увеличении микроскопа 15×90.

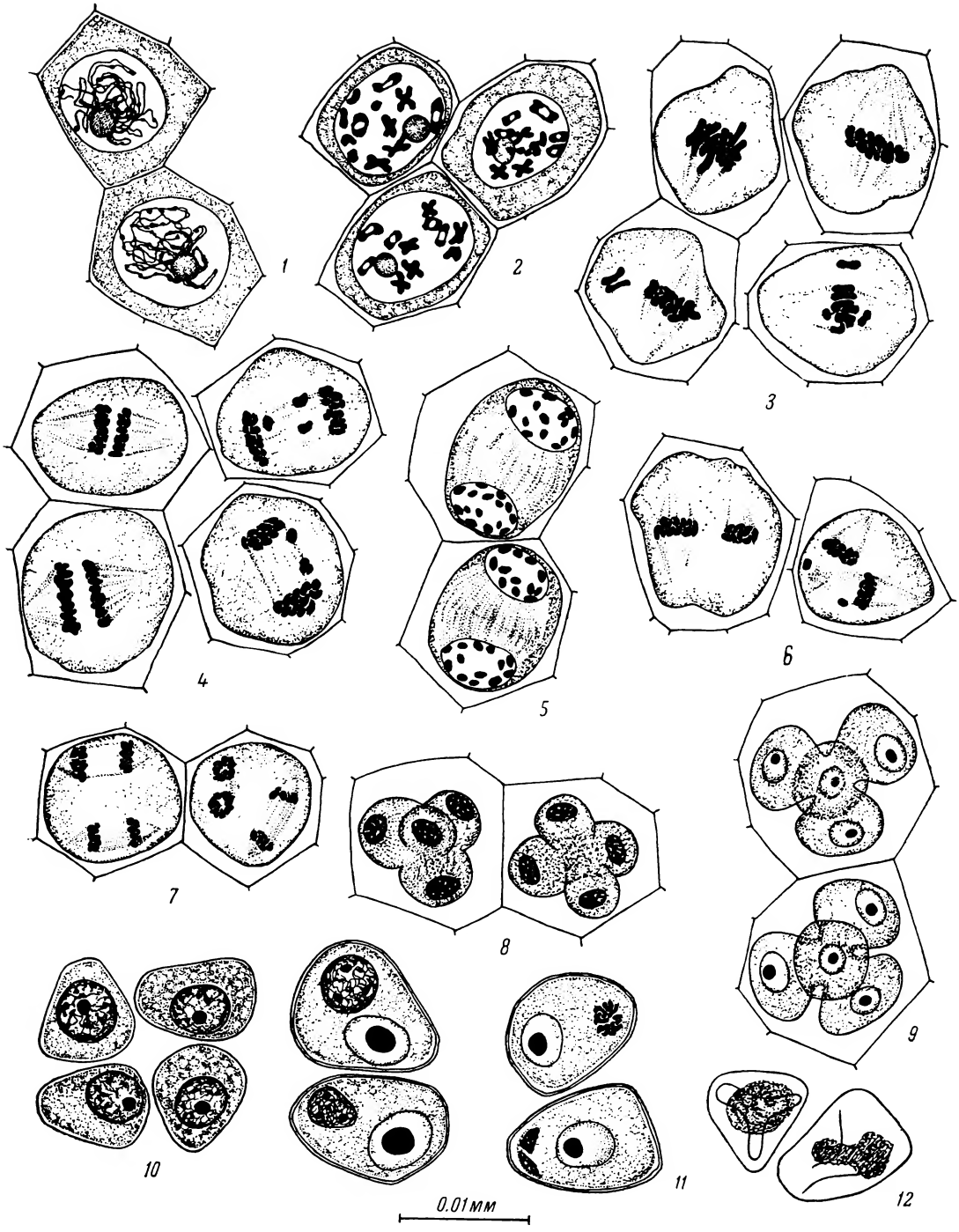


Рис. 3. Образование микроспор и пыльцы у обоеполой формы *Echium vulgare*.

1 — зиготена; *2* — диакинез; *3* — метафаза I в норме (*вверху*) и с нарушениями; *4* — анафаза I, *слева* — в норме, *справа* — отставание хромосом; *5* — телофаза I; *6* — метафаза II; *7* — анафаза II; *8—9* — симультанное образование микроспор; *10* — обособившиеся микроспоры; *11* — формирование трехклеточной пыльцы; *12* — стерильные пыльцевые зерна.

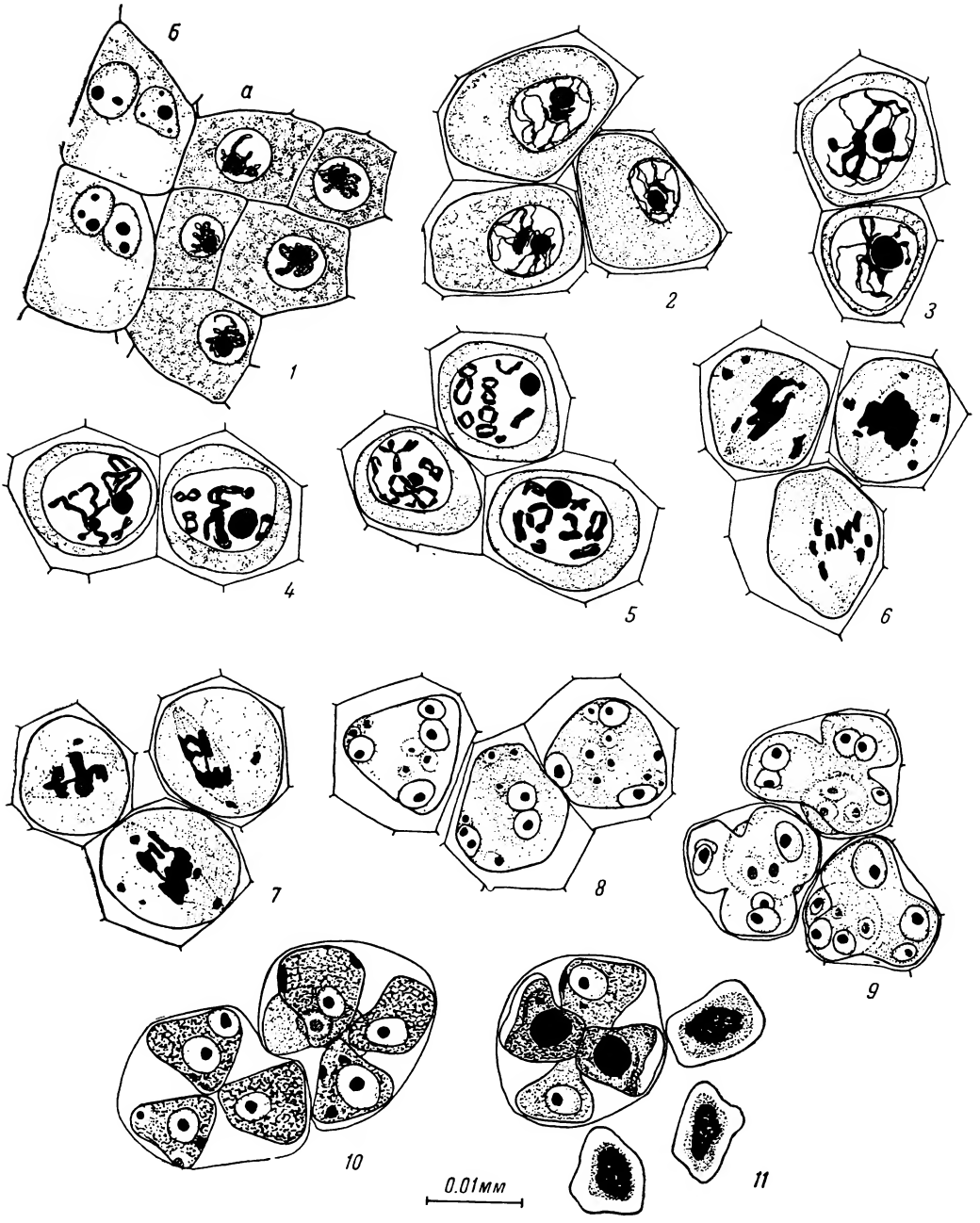


Рис. 4. Микроспорогенез у женской формы *Echium vulgare*.

1— материнские клетки микроспор (*а*) и секреторный тапетум (*б*); *2* — лептотена; *3* — зиготена; *4—5* — диакинез, видны хромосомные кольца; *6* — метафаза I, часть хромосом не включается в веретено деления; *7* — анафаза I; *8—9* — образование микроспор; *10* — разрушение микронуклеусов; *11* — дегенерация микроспор.

на формировании микроспор. Помимо тетрады нормальных по размерам ядер возникает много микронуклеусов (рис. 4, *8—9*), и можно наблюдать от 6 до 12 ядер разной величины. Образование микроспор симультанное.

Сформировавшиеся микроспоры содержат 2—3 ядра. Крупные ядра некоторое время сохраняются, мелкие — элиминируются, образуя темные комочки (рис. 4, *10*).

Вслед за обособлением микроспор наступает их быстрая дегенерация. Ядра сплошь окрашиваются гематоксилином, цитоплазма сжимается, становясь густозернистой. Наконец, все содержимое клетки превращается в сплошную темную массу (рис. 4, *11*). Такие микроспоры образуют плотный черный слой между спавшимися стенками микроспорангия (рис. 5).

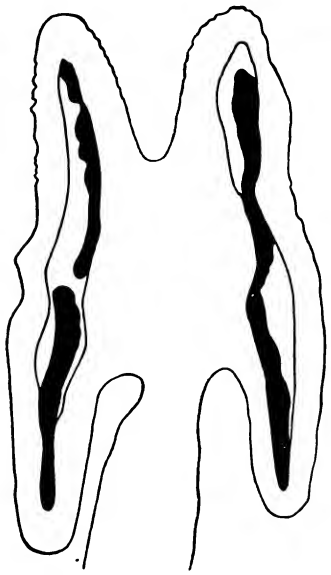


Рис. 5. Схема продольного разреза пыльника функционально женского цветка; дегенерировавшие микроспоры образуют сплошной слой. (Увел. 50).

Обсуждение результатов

Сравнительное изучение микроспорогенеза у гинодиэцичного вида *Echium vulgare* представляет, на наш взгляд, большой интерес. Полученные данные могут способствовать решению вопроса о причинах появления функционально женских растений у этого вида.

Несомненно, что при формировании стерильных микроспор нарушения мейоза играют большую роль. Причины таких нарушений могут быть самыми различными, в том числе генетического порядка.

Исходя из цитологических данных, можно предположить, что у синяка имеет место асинапсис. Отсутствие конъюгации подтверждается тем, что часть хромосом не включается в метафазную пластинку и веретено деления.

Наличие цепей и колец в диплотене и диакинезе, образованных четырьмя хромосомами, позволяет подозревать у *E. vulgare* гетерозиготность по транслокациям. Однако этот вопрос нуждается в дополнительном изучении и пока остается открытым. Изучение должно носить не только цитологический, но и генетический характер. О необходимости этого свидетельствуют данные Льюиса и Кроу (Lewis, Crowe, 1956), исследовавших гинодиэцию у *Origanum vulgare*. Гинодиэция этого вида определяется двумя ядерными генами, один из которых вызывает недоразвитие пыльников и подавляется другим. Наличие подобной системы возможно и у *E. vulgare*.

ЛИТЕРАТУРА

Бреславец Л. П. (1934). Определение и наследственность пола у высших растений. Тр. по прикл. бот., II, 6. — Дарвин Ч. (1948). Разные формы цветков у растений одного и того же вида. Собр. соч., 7. — Джапаридзе Л. И. (1963—1965). Пол у растений. — Минина Е. Г. (1949). О физиологической природе сексуализации растений. ДАН СССР, 64, 3. — Минина Е. Г. (1962). Определение пола у деревьев. Автореф. докт. диссерт. — Пономарев А. Н. (1959). Об опылении шалфея степного. ДАН СССР, 127, 4. — Прозина М. А. (1960). Ботаническая микротехника. — Розанова М. А. (1935). Проблема пола у высших растений. В кн.: Теоретические основы селекции растений. I. — Рыжков В. Л. (1936). Генстика пола. — Рыжков В. Л. (1966). Некоторые проблемы генетики пола. Генетика, 2. — Уильямс У. (1968). Генетические основы и селекция растений. — Хромосомные числа цветковых растений. (1969). — Allen C. E. (1940). The genotypic basis of sex expression in angiosperms. Bot. Rev., 6, 227. — Correns K. (1907). Die Bestimmung und Vererbung des Geschlechts nach neuen Versuchen mit höheren Pflanzen, IV. — Correns K. (1928). Bestimmung, Vererbung und Verteilung des Geschlechts bei den höheren Pflanzen. Handb. Vererb. Wiss., II, H (Lief. 22). —

Kuth P. (1899—1905). Handbuch der Blütenbiologie, I—III. — Lewis D. (1946). The evolution of sex in flowering plants. Biol. Rev., 17, 46. — Lewis D., L. Growe. (1956). The genetic and evolution of gynodioecy. Evolution, 10, 115. — Linnert G. (1955). Cytologische Grundlagen für Sterilitätserscheinungen in der Gattung *Salvia*. Züchter, 25, 7—9. — Linnert G. (1958). Kerngesteuerte Gynodioezia bei *Salvia nemorosa* L. Abst.- und Vererbungslehre, 89, 1. — Plack A. (1957). Sexual dimorphis, in *Labiatae*. Nature, 180, 4596. — Schnarf K. (1931). Vergleichende Embryologie der Angiospermen. — Strey M. (1931). Karyologische Studien an *Boraginaceae*. Planta, 14, 4. — Westergaard M. (1958). The mechanism of sex determination in dioecious flowering plants. Adv. Genet., 9, 217—281. — Wettstein F. (1924). Über Fragen der Geschlechtsbestimmung bei Pflanzen. Naturwissenschaft, 12, 761.

Пермский государственный университет.

(Получено 9 II 1970).

УДК 581.162 : 581.3 : 582.951.6

Н. Г. Афанасьева и С. М. Окулова

ПРОЦЕСС ОПЛОДОТВОРЕНИЯ У ВЕРОНИК (*VERONICA* SP.)

С 3 таблицами рисунков

N. G. AFANASIYEVA AND S. M. OKULOVA. PROCESS OF FERTILIZATION IN THE SPECIES OF *VERONICA* L.

Двойное оплодотворение у вероник протекает по премитотическому типу. Оно имеет своеобразные черты: синергида, через которую проникает первая пыльцевая трубка, долго сохраняет свою форму; пыльцевые трубки неоднократно входят в одну синергиду, в то время как вторая синергида долго не используется в процессе оплодотворения; дополнительные пыльцевые трубки продолжают проникать в зародышевый мешок до начальных стадий развития зародыша. Мы наблюдали нарушения корреляции во времени между сингамией и тройным слиянием, диспермию яйцеклетки, нарушения в расхождении спермиев одной пары; эти отклонения от нормы, по-видимому, обусловлены пониженной температурой и повышенной влажностью в горах в период сбора материала.

В литературе по эмбриологии вероник (Schmid, 1906; Soueges, 1921; Gscheidle, 1924; Weiss, 1932; Yamazaki, 1957; Varghese, 1963; Arekal, 1965; Tiagi, 1968, и др.) нет сведений о процессе оплодотворения. Изучение этого процесса у вероник представляет большие трудности из-за небольших размеров цветков, собранных большей частью в густые колосовидные соцветия. Наши многолетние исследования по эмбриологии разных видов вероник позволили выявить у них некоторые особенности двойного оплодотворения.

Материал мы собирали в различных географических пунктах Советского Союза (Закарпатье, Закавказье, Среднее Поволжье, Ленинградская обл.) и в разных местообитаниях, фиксация проводилась жидкостью Навашина (хром-ацето-формол 10 : 1 : 4); дальнейшая обработка велась по общепринятой цитологической методике (Навашин, 1934). Для окраски применялась реакция Фёльгена с подкраской светлым зеленым.

Зародышевый мешок относится к нормальному восьмиядерному *Polygonum*-типу. В нем представлены три комплекса клеток: яйцевой аппарат, центральная клетка и антиподальный комплекс. Большая часть зародышевого мешка окружена интегументальным тапетумом. Зародышевые мешки у разных видов вероник отличаются по форме и размерам (Афанасьева, 1968).

Клетки яйцевого аппарата в процессе подготовки зародышевого мешка к оплодотворению приобретают своеобразные черты. Это сильно дифференцированные клетки с ядрами, находящимися в покое и дающими лишь слабую реакцию на ДНК. Синергиды лежат у входа в зародышевый мешок, имеют своеобразные выросты, направленные к микропиле. Между ними, а у некоторых видов вероник несколько сбоку, нахо-

дится яйцеклетка, которая расположена ниже их, и больше вдается в центральную клетку зародышевого мешка. В отличие от синергид она имеет вакуоль. Вакуоль, как правило, находится в верхней части яйцеклетки, иногда в нижней части, редко в обеих частях имеется по одной вакуоли. По-видимому, величина, а также положение вакуоли (или вакуолей) в яйцеклетке влияют на расположение ядра, которое может находиться в центре яйцеклетки или ближе к ее базальной части. Яйцеклетки у некоторых видов вероник имеют выросты, сходные по форме с выростами синергид, но меньших размеров.

Полярные ядра центральной клетки зародышевого мешка или сливаются до оплодотворения, образуя вторичное ядро, или не сливаются; подобная изменчивость в поведении полярных ядер наблюдалась у некоторых вероник в пределах вида.

Антиподы — три небольшие клетки, реже две, в последнем случае одна двухъядерная; они располагаются линейно или образуют треугольник. Антиподы начинают дегенерировать рано, но обычно их можно видеть еще на начальных стадиях развития эндосперма и эндоспермальных гаусториев.

Исследование мужского гаметофита показало, что у большинства видов вероник пыльцевые зерна развиваются до трехклеточного состояния (Афанасьева, 1968). Спермии — клетки, бедные плазмой, небольшие. Вегетативное ядро ко времени созревания спермиев теряет округлую форму, становится меньше, часто съеживается и слабо красится.

Пыльцевые трубки растут по межклетникам столбика и достигают завязи. В семяпочку (гемитропную или анатропную) сначала входит одна пыльцевая трубка, она изливает свое содержимое в одну из синергид (табл. I, *1*). При этом синергида лопается, и спермии попадают в щель между яйцевым аппаратом и центральной клеткой (табл. I, *2*).

Спермии в зародышевом мешке уже лишены цитоплазмы, представлены ядрами в телофатическом состоянии, без ядрышек. Вегетативное ядро, дегенерирующее большей частью еще в пыльцевом зерне до его прорастания, в зародышевый мешок никогда не вносится. Форма синергиды после проникновения пыльцевой трубки может долгое время сохраняться, но ядро ее становится меньше и постепенно дегенерирует. Спермии в пыльцевой трубке обычно вытянутой формы; попав в зародышевый мешок, они становятся округло-овальными. Иногда нам удавалось наблюдать пыльцевые трубки (дополнительные) со спермиями различной формы в зародышевом мешке. Обычно такие спермии располагались друг за другом; нижний имел вид развернутой спирали, а верхний представлял собой овальное плотное тело (табл. I, *3*). Спермии, проникнув в щель между двумя покоящимися женскими клетками, расходятся. Один спермий вступает в контакт с ядром яйцеклетки, другой — со вторичным ядром зародышевого мешка (табл. I, *4*) или с неслившимися полярными ядрами; в последнем случае спермий может располагаться в области контакта двух полярных ядер (табл. I, *5*) или контактировать только с одним полярным ядром (табл. I, *6*). Процесс погружения и преобразование спермиев в женских ядрах идет, как правило, одинаково, но в центральной клетке обычно он проходит раньше (табл. II, *1, 2*). Вступив в контакт с женским ядром, плотный клубок хроматина спермия раскручивается, деспирализуется, все больше погружается в женское ядро; при этом выделяется ядрышко меньших размеров, чем ядрышко женского ядра. Затем ядрышки спермия и яйцеклетки объединяются, и процесс двойного оплодотворения, проходящий по премитотическому типу (Герасимова-Навашина, 1951), заканчивается (табл. II, *3*). Ядро зиготы имеет, как правило, одно крупное ядрышко, но иногда мы наблюдали два маленьких, одинаковых по размерам; по-видимому, они образовались в результате дробления ядрышка зиготы.

Вскоре после оплодотворения или во время его в зародышевый мешок входят дополнительные пыльцевые трубки. Они проникают часто в синергиду, через которую вошла первая пыльцевая трубка, в то время как

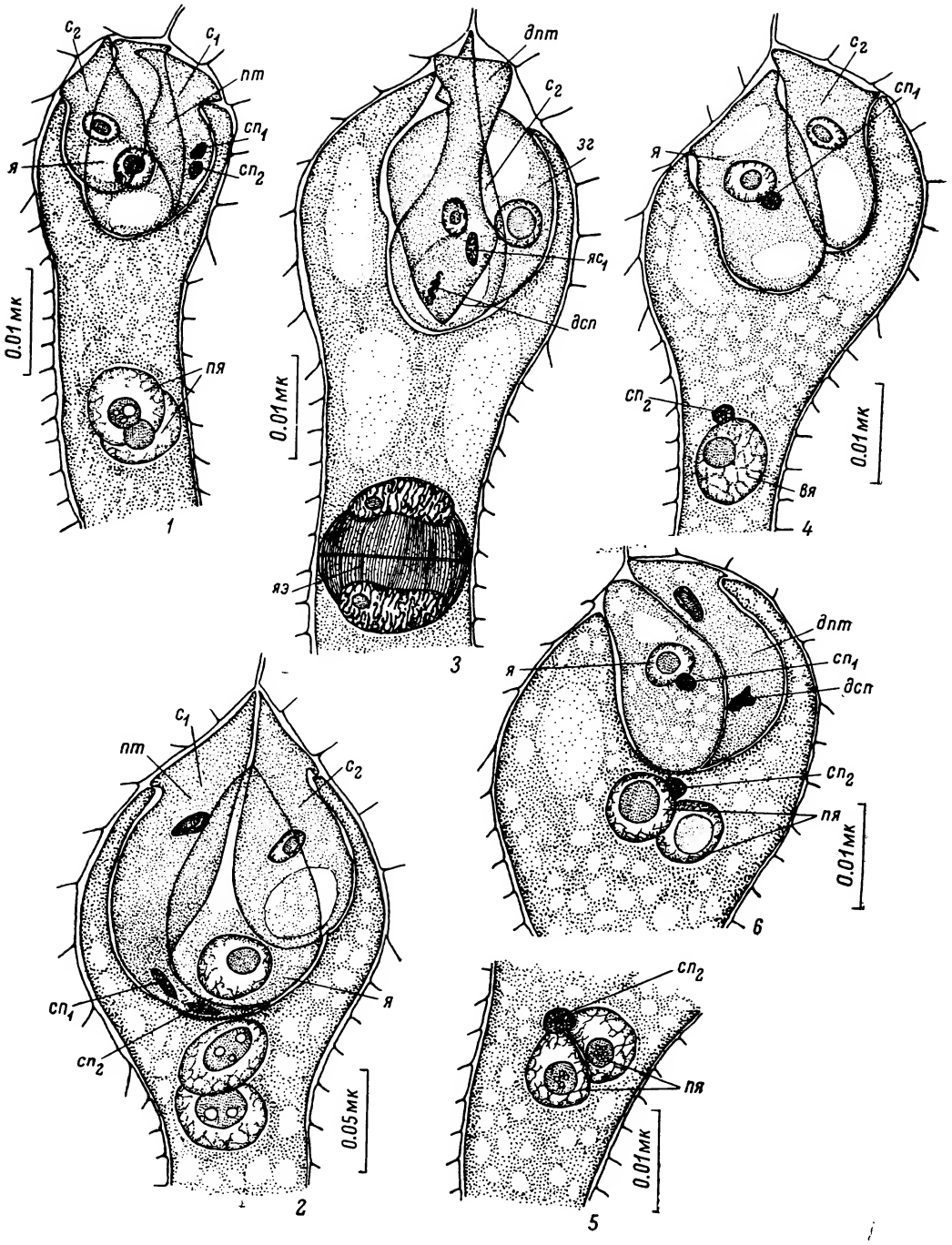


Таблица I

1 — излияние содержимого первой пыльцевой трубки в одну из синергид (*Veronica alpina* L.); *2* — спермии в щели между женскими клетками (*V. spuria* L.); *3* — различные по форме спермии в дополнительных пыльцевых трубках (*V. chamaedrys* L.); *4* — контакт спермиев с женскими ядрами (*V. scutellata* L.); *5* — контакт спермия с обоими полярными ядрами (*V. dentata* Schmidt); *6* — контакт спермия с одним полярным ядром (*V. fruticulosa* L.).

Обозначения ко всем таблицам: *вя* — вторичное ядро зародышевого мешка, *дпт* — дополнительная пыльцевая трубка, *дсп* — дополнительные спермии, *зг* — зигота, *зр* — зародыш, *кэ* — клетка эндосперма, *мг* — микропилярный гаусторий, *опя* — оплодотворенная яйцеклетка, *пт* — пыльцевая трубка, *пя* — полярные ядра, c_1 и c_2 — синергиды 1-я и 2-я, $сп_1$ и $сп_2$ — спермий 1-й и 2-й, *я* — яйцеклетка, $яс_1$ и $яс_2$ — ядра 1-й и 2-й синергид, *яэ* — ядро эндосперма.

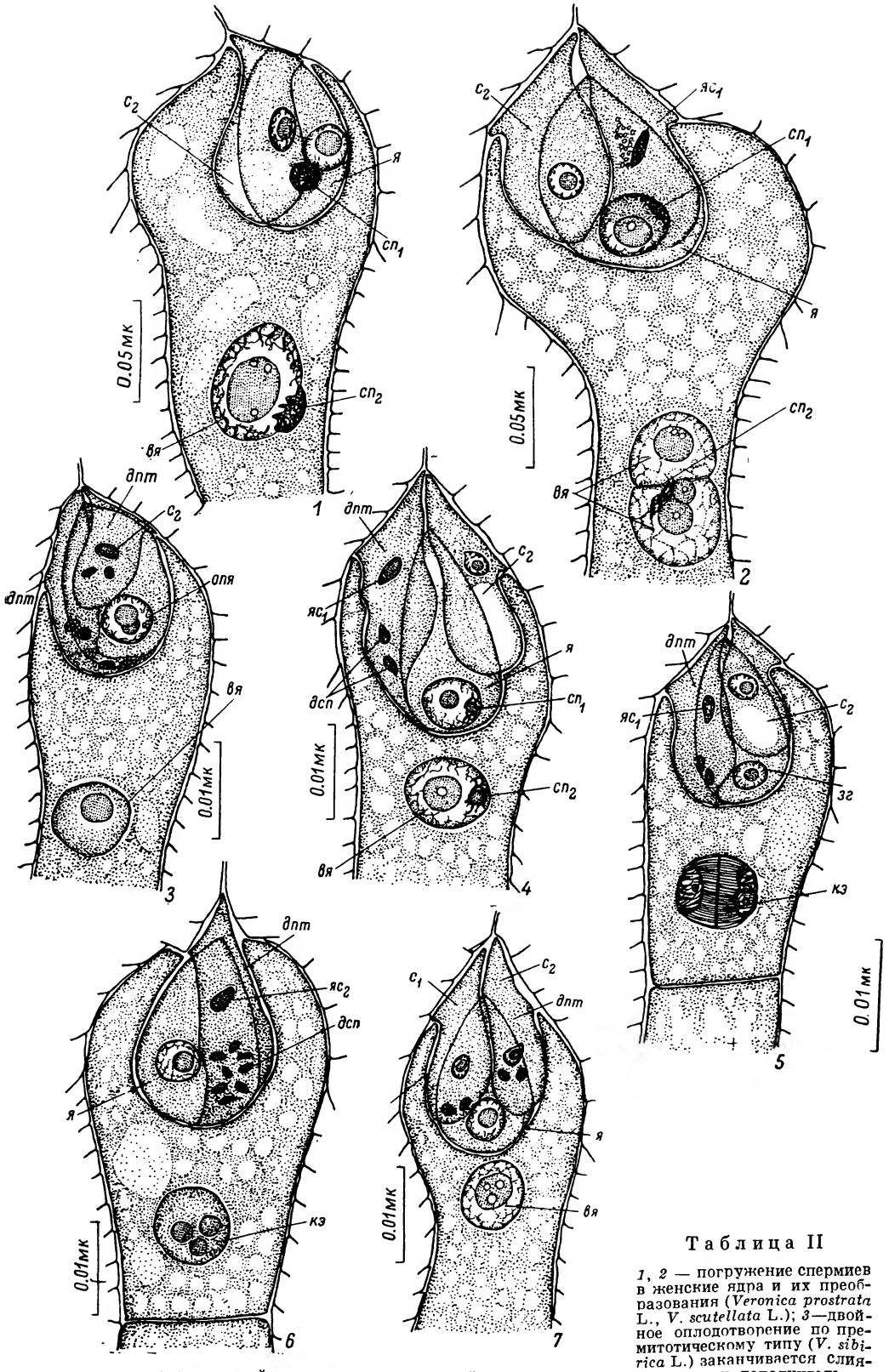


Таблица II

1, *2* — погружение спермиев в женские ядра и их преобразования (*Veronica prostrata* L., *V. scutellata* L.); *3*—двойное оплодотворение по премитотическому типу (*V. sibirica* L.) заканчивается слиянием ядрышек спермия и яйцеклетки; в зародышевый мешок продолжают проникать дополнительные пыльцевые трубки; *4* — дополнительная пыльцевая трубка входит в синергиду, через которую прошла первая пыльцевая трубка; в женских ядрах происходят одновременно сингамия и тройное слияние (*V. gentianoides* Vahl); *5* — дополнительная пыльцевая трубка входит в синергиду, через которую проникла первая пыльцевая трубка (*V. maxima* Mill.), начинается образование эндосперма; *6* — дополнительные пыльцевые трубки входят во вторую синергиду (*V. maxima* Mill.): *7* — пыльцевые трубки вошли одновременно в обе синергиды (*V. spuria* L.)

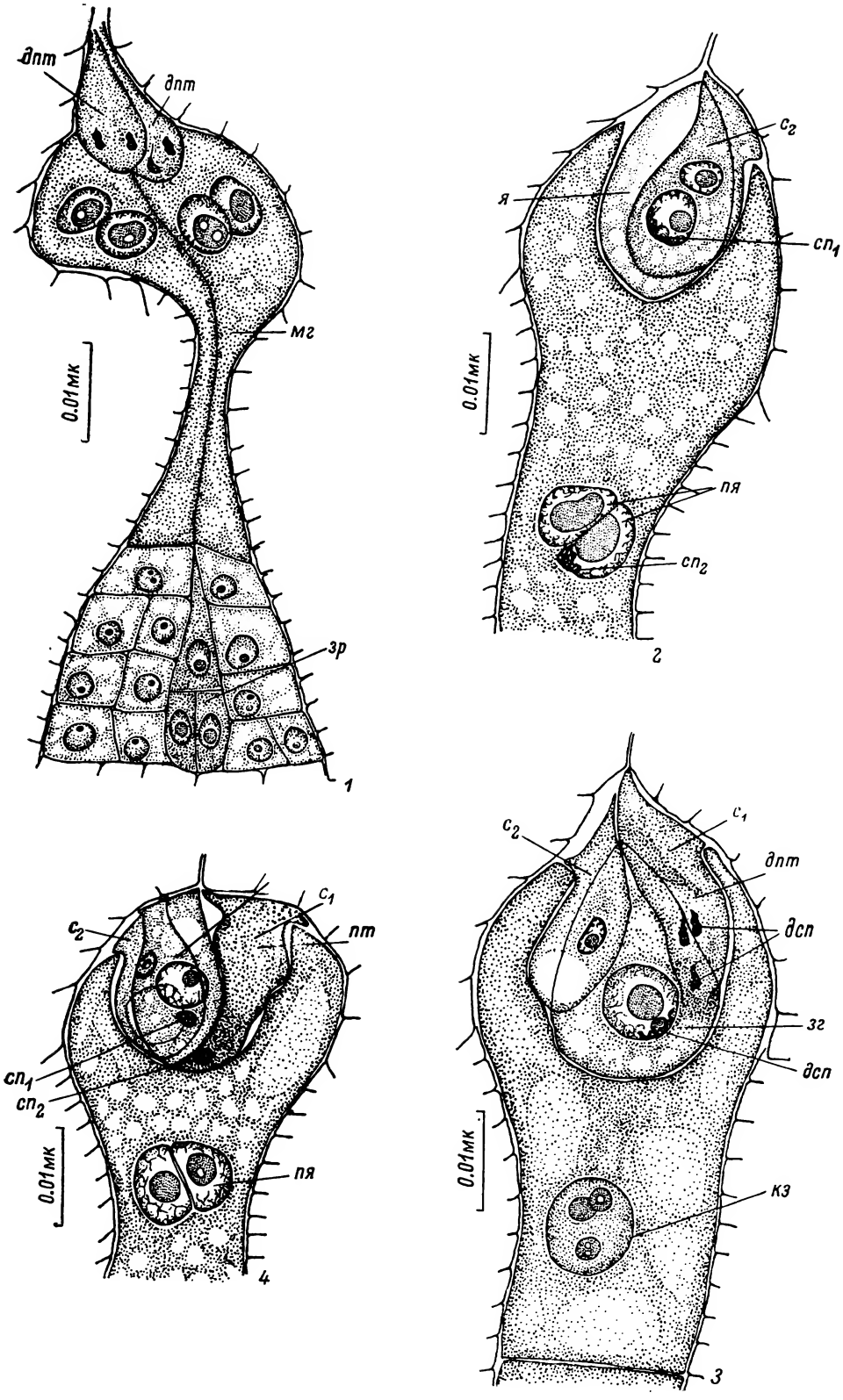


Таблица III

1 — дополнительные пыльцевые трубки входят в зародышевый мешок в период развития эндосперма. эндоспермальных гаусториев и образования зародыша (*V. serpyllifolia* L.); *2* — тройное слияние происходит позже, чем сингамия (*V. fruticulosa* L.), синергида, через которую проникла пыльцевая трубка, вероятно, оказалась за пределами среза; *3* — вхождение двух дополнительных пыльцевых трубок в синергиду, через которую проникла пыльцевая трубка, и слияние одного спермия с ядром зиготы, второй спермий находится в синергиде (*V. chamaedrys* L.); *4* — один спермий контактирует с ядром яйцеклетки, второй находится в пространстве между женскими клетками (*V. scutellata* L.).

вторая синергида остается не использованной (табл. II, *4, 5*); однако дополнительные пыльцевые трубки могут входить и через вторую синергиду (табл. II, *6*). Наблюдались случаи вхождения пыльцевых трубок в обе синергиды (табл. II, *7*). Судя по одинаковому состоянию терминальных концов последних, пыльцевые трубки изливали свое содержимое одновременно. Дополнительные спермии могут попадать в щель между женскими клетками или располагаться парами в различных участках синергид, дегенерируя там, куда их внесли пыльцевые трубки (табл. II, *3, 4*). Часто содержимое пыльцевых трубок обволакивает зиготу с поверхности. Максимальное число спермиев, которое нам удавалось наблюдать в зародышевом мешке после оплодотворения, равнялось восьми; они составляли четыре пары (табл. II, *6*). Спермии находились в нижней части лопнувшей синергиды, недалеко друг от друга; это говорит о приблизительно одновременном вхождении четырех пыльцевых трубок во вторую синергиду; от первой, ранее использованной синергиды не осталось и следа.

Дополнительные пыльцевые трубки могут проникать в зародышевый мешок вероник и помимо синергид. Пыльцевые трубки могут внедряться в зародышевый мешок продолжительное время; они наблюдались даже в период интенсивного развития эндосперма, эндоспермальных гаусториев и начальных стадий развития зародыша (табл. III, *1*).

Иногда тройное слияние проходило после сингамии или одновременно с ней (табл. II, *4*, табл. III, *2*). Возможно, что запаздывание тройного слияния было вызвано пониженной температурой в последней декаде мая во время сбора материала. Подобные отклонения от нормы напоминают уже описанные ранее (Батыгина, 1966; Долгова-Хведынич, 1967; Герасимова-Навашина и др., 1968).

Нам удалось наблюдать и случай диспермии яйцеклетки (табл. III, *3*). Один спермий дополнительной пыльцевой трубки погрузился в крупное ядро зиготы, почти деспирализовался и выделил ядрышко, в то время как другой остался в пыльцевой трубке.

Полиспермия у растений наблюдалась рядом авторов (Strasburger, 1884; Nemec, 1921; Устинова, 1951; Герасимова-Навашина, 1952, 1954, и др.). Другие исследователи наблюдали аналогичное поведение спермиев, когда один из них вступает в контакт с ядром яйцеклетки (или, по нашим наблюдениям, с ядром зиготы), а другой остается в синергиде в излившемся содержимом пыльцевой трубки. О. А. Долгова-Хведынич (1959, 1967) отметила это явление при отдаленной гибридизации у видов *Crepis*, а Т. Б. Батыгина (1966) у видов *Triticum* (но только у спермиев первой пыльцевой трубки, проникшей в зародышевый мешок). Эти авторы описывают случаи, когда один из спермиев первой пыльцевой трубки, перемещаясь из щели между женскими клетками, вступал в контакт с ядром яйцеклетки, а другой оставался в ней. Подобное явление мы наблюдали однажды у *V. scutellata* (таб. III, *4*).

На основании наблюдений за процессом оплодотворения у ряда видов *Veronica*, собранных в естественных условиях произрастания, мы установили некоторые своеобразные черты этого процесса: длительное сохранение формы синергиды, через которую вошла в зародышевый мешок первая пыльцевая трубка; излияние содержимого дополнительных пыльцевых трубок в эту синергиду при полной сохранности второй синергиды; продолжительное вхождение в зародышевый мешок дополнительных пыльцевых трубок и т. д. Такие явления, как нарушение корреляции между временем слияния одного спермия с ядром (или с ядрами) центральной клетки и другого спермия с ядром яйцеклетки, передвижение из пыльцевой трубки только одного спермия и слияние его с ядром зиготы (в случае диспермии) или же перемещение лишь одного спермия к ядру яйцеклетки (из пространства между женскими клетками), вероятно, обусловлены экологическими факторами (температурой и влажностью), так как большая часть материала была собрана в горах.

ЛИТЕРАТУРА

Афанасьева Н. Г. (1968). Сравнительно-эмбриологическое изучение женского гаметофита р. *Veronica* L. Сб. кратк. сообщ. Казанск. гос. унив., I. — Батыгина Т. Б. (1966). Процесс оплодотворения при отдаленной гибридизации в роде *Triticum*. Бот. журн., 51, 10. — Герасимова-Навашина Е. Н. (1947). Митотическая гипотеза двойного оплодотворения. ДАН СССР, 57, 4. — Герасимова-Навашина Е. Н. (1951). Пыльцевое зерно, гаметы и половой процесс у покрытосеменных растений. Тр. БИН АН СССР, сер. VII, 2. — Герасимова-Навашина Е. Н. (1952). К цитолого-эмбриологическому пониманию процесса опыления. Тр. БИН АН СССР, сер. VII, 1. — Герасимова-Навашина Е. Н. (1954). Двойное оплодотворение покрытосеменных, его природа и происхождение. Диссерт. БИН, Л. — Герасимова-Навашина Е. Н., Р. Н. Капилл, С. Н. Коробова и Г. И. Савина. (1968). Процесс двойного оплодотворения при пониженных температурах. Бот. журн., 53, 5. — Долгова О. А. (1959). Цитологические процессы оплодотворения при межвидовой гибридизации в р. *Crepis*. В сб.: Узловые вопросы цитологии. — Долгова-Хведынич О. А. (1967). Оплодотворение при отдаленной гибридизации видов рода *Crepis*. Бот. журн., 52, 6. — Навашин М. С. (1934). Методика цитологических исследований для селекционных целей. — Устинова Е. И. (1951). Эмбриологический анализ завязей подсолнечника при опылении смесью пыльцы. Агробиология, 3. — Arekal D. (1965). Embryology of *Veronica serpyllifolia* L. Departament of Botany Univ. of Mysore Manasa Caugerti. Mysore-6. — Cook M. T. (1909). Nootes on the embryosac of *Passiflora adenophylla*. Bul. Tor. Bot. Club, 36. — Cook M. T. (1924). Development of seed of *Crotalaria sagittalis*. Bot. Gaz., 77. — Gscheidle A. (1924). Über Haustorienbildung in der Gattung *Veronica* und ihre systematische Wertung. Flora oder algem. bot. Ztg., 117. — Nemec B. (1912). Über die Befruchtung bei *Gagea*. Bull. Intern. Acad. Sci., 5. — Schmid E. (1906). Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Scrophulariaceen. Beihefte. Bot. Zblt., XX, 1. — Soueges R. (1921). Embryogenie des Scrophulariaceae. Developpement de l'embryon chez le *Veronica arvensis*. C. R. Acad. Sci. Paris, 172. — Strasburger E. (1884). Neue Untersuchungen über den Befruchtung bei den Phanerogamen. — Tiagi V. D. (1968). A contribution to the embryology of *Veronica longifolia* L. Acta bot. Acad. Sciantorum hung., XIV, 1—2. — Varghese T. (1963). Studies in the Family *Scrophulariaceae*. 1. A contribution to the embryology of *Veronica agrestis* L. Proc. Ind. Acad. Sci., 58. 6. — Weiss G. (1932). Weitere Beiträge zur Kenntnis der Endospermhaustorien in der Gattung *Veronica*. Flora oder allgem. bot. Ztg., 418. — Yamazaki T. (1957). Taxonomical and phylogenetic studies of *Scrophulariaceae—Veronicae* with special to *Veronica* and *Veronicastrum* in Eastern Asia. Journ. Fac. Sci. Univ. Tokio Seet., III, 7.

Казанский государственный университет.

(Получено 30 II 1970).

УДК 58.036 : 581.132] : 582.951.4+582.662

В. С. Родионов

ПОСЛЕДЕЙСТВИЕ ПОНИЖЕННОЙ ПОЛОЖИТЕЛЬНОЙ ТЕМПЕРАТУРЫ НА ПОТЕНЦИАЛЬНУЮ ИНТЕНСИВНОСТЬ ФОТОСИНТЕЗА НЕКОТОРЫХ ВИДОВ *LYCOPERSICON* TOURN. И *BETA* L.

С 4 рисунками

V. S. RODIONOV. THE AFTEREFFECT OF LOW POSITIVE TEMPERATURES ON THE POTENTIAL RATE OF PHOTOSYNTHESIS IN CERTAIN SPECIES OF *LYCOPERSICON* TOURN. AND *BETA* L.

Исследовано влияние пониженной ночной температуры на интенсивность ассимиляции $C^{14}O_2$ листьями некоторых видов и разновидностей томатов и свеклы. Установлено, что изменение интенсивности ассимиляции углекислоты при пониженной ночной температуре (по отношению к контролю) зависит от эколого-географического происхождения видов и разновидностей.

Влияние пониженной положительной ночной температуры на дневную ассимиляцию углекислоты листьями растений исследовалось рядом авторов (Harder, 1924; Незговоров, 1956; Есипова, 1959; Izhar a. Wallace, 1967). Объектами исследования были *Fontanalis antipiretica*, огурцы, хлопчатник, фасоль.

В настоящей работе приводятся данные о последействии пониженных положительных ночных температур на потенциальную интенсивность фотосинтеза листьев некоторых видов и сортов томатов и свеклы, имеющих разное эколого-географическое происхождение.

Для изучения фотосинтеза было выбрано два вида томатов: 1) *Lycopersicon hirsutum* Humb. et Bonpl. (томат волосистый), 2) *L. esculentum* Mill. ssp. *cultum* Brezh. (томат обыкновенный, сорт Пьеретта). Родиной первого вида являются Анды (Южная Америка, где он растет на высоте 2—2.5 тыс. м над ур. м.), а родиной второго — юг Франции.

Объектами исследования были также следующие виды свеклы: 1) *Beta vulgaris* L. ssp. *asiatica* var. *subatrorubra* Kras. — переднеазиатская, сорт Эльбрусская зимняя, ssp. *europaea* var. *saccharifera* Alef. — сахарная, сорт Белоцерковская односеменная, ssp. *europaea* var. *atrorubra* Kras. — столовая, сорт Пушкинская плоская; 2) *B. cicla* L. ssp. *occidentali europaea* var. *argenteus* Kras. — листовая, сорт Швейцарский мангольд (семена получены из Голландии); 3) *B. maritima* L. ssp. *danica* Kras. — приморская (семена получены из Англии).

Методика исследования

Опыты проводились в Пушкинских лабораториях Всесоюзного института растениеводства в 1961 г. Потенциальную интенсивность фотосинтеза определяли по методике, описанной О. В. Заленским с сотрудниками (1955). Семена томатов высевали в парники 5 апреля. После высадки рассады и укоренения (28 июня) растения каждого вида были разделены на две группы — по 10 сосудов. Одну группу растений ежедневно в 8—9 часов вечера переносили в оранжерею, где поддерживалась температура 25±4°, а выносили из нее в 8 часов утра, вторая группа растений находилась в естественных условиях при ночной температуре 14±9°. Изучение влияния пониженных ночных температур на интенсивность фотосинтеза свеклы проводили по аналогичной методике. Семена свеклы были высеяны в сосуды 13 июня.

Температурные кривые представлены на рис. 1.

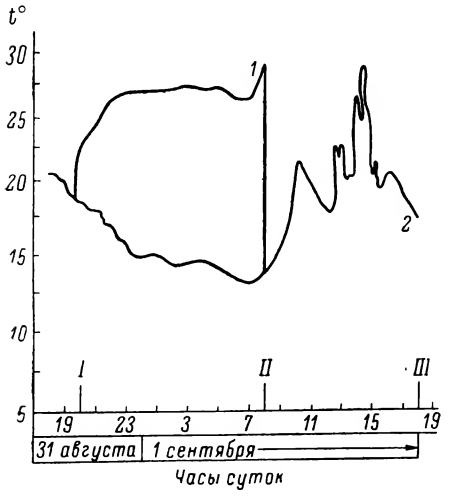


Рис. 1. Последействие пониженных ночных температур на интенсивность дневной ассимиляции $C^{14}O_2$ листьями различных видов томатов.

Изменение температуры воздуха в условиях контроля (*1*) и опыта (*2*). *I* и *II* — соответственно начало и окончание воздействия разными температурами; *III* — конец опыта.

Результаты исследования

Как видно из данных, представленных на рис. 2, пониженные ночные температуры (их воздействию растения подвергались в течение 64 суток) вызвали снижение интенсивности фотосинтеза у 148-дневных растений томата обыкновенного. По отношению к контролю (25±4°) это снижение составило: в 8 часов утра — 35%, в 10 часов — 24%, в 12 часов — 52%, в 14 часов — 37%, в 16 часов — 40% и в 18 часов — 46%. Наши результаты согласуются с данными Изара и Уоллеса (Izhar. a. Wallace, 1967), полученными в опытах с 2-недельными растениями фасоли. В этих опытах было отмечено снижение интенсивности ассимиляции углекислоты после холодной ночи (10°) по сравнению с контролем (18°): в 10—11 часов — на 42%, в 11—12 часов — на 26%, в 12—13 часов — 17%. В 13—14 часов эти исследователи наблюдали стимуляцию фотосинтеза на 4%. В наших

опытах с листьями 148-дневных растений высокогорного волосистого томата (рис. 3) интенсивность фотосинтеза по отношению к контролю составляла: в 8 часов утра — 86%, в 10 часов — 104%, в 12 часов — 106%, в 14 часов — 92%, в 16 часов — 79% и в 18 часов — 100%.

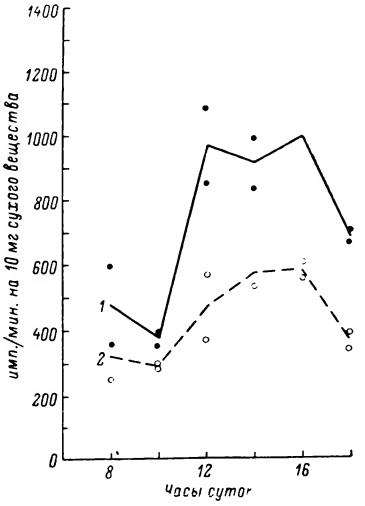


Рис. 2. Интенсивность ассимиляции углекислоты листьями томата обыкновенного при ночных температурах 25±4° (*1*) и 14±9° (*2*).

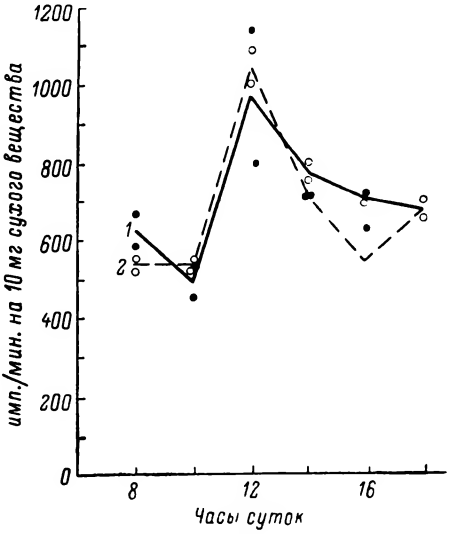


Рис. 3. Интенсивность ассимиляции углекислоты листьями томата волосистого при ночных температурах 25±4° (*1*) и 14±9° (*2*).

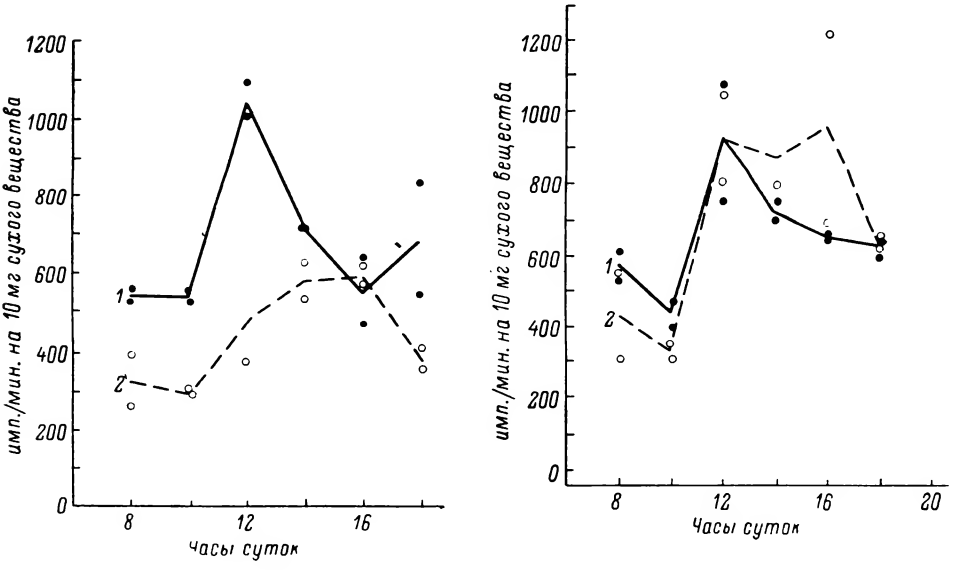


Рис. 4. Относительная интенсивность поглощения $C^{14}O_2$ листьями томата волосистого (*1*) и томата обыкновенного (*2*).

Ночные температуры: *1* — 25±4°, *2* — 14±9°.

В среднем за период наблюдений интенсивность ассимиляции $C^{14}O_2$ листьями томата волосистого составила 95% по отношению к контролю, а листьями томата обыкновенного — 59%. Полученные максимальные величины снижения интенсивности фотосинтеза в результате последействия пониженных температур не выходят за пределы уже известных (Семихатова, 1960).

Представляло интерес исследовать различия в интенсивности фотосинтеза у этих двух видов томатов при воздействии пониженными ночными

температурами. Как видно на рис. 4, *а*, листья томата волосистого ассимилировали $C^{14}O_2$ энергичнее, чем листья томата обыкновенного. Однако, если растения в ночное время находились при высокой температуре, интенсивность фотосинтеза в полуденные и послеполуденные часы была выше у томата обыкновенного, в утренние же часы соотношение интенсивностей фотосинтеза у этих видов было обратным (рис. 4, *б*).

ТАБЛИЦА 1

Последействие пониженной ночной температуры на интенсивность ассимиляции $C^{14}O_2$ листьями двух видов томатов в течение вегетации (средние арифметические из трех определений интенсивности фотосинтеза в 10±0.5 часов утра)

Виды	21 июля	3 августа	1 сентября	Сумма	Интенсивность фотосинтеза в процентах от величины ассимиляции $C^{14}O_2$ при 25 ± 4°
	интенсивность фотосинтеза в имп./мин. на 10 мг сухого вещества				
Ночная температура 25±4°					
Томат волосистый	540±160	470±60	530±20	1540	100
» обыкновенный . .	1070±40	770±60	380±30	2220	100
Ночная температура 14±9°					
Томат волосистый	380±30	490±110	490±40	1360	88
» обыкновенный . .	930±20	490±50	290±10	1710	77

Аналогичные данные получены при изучении влияния пониженных ночных температур на сезонные изменения интенсивности фотосинтеза (табл. 1). Отличие заключалось лишь в том, что в первый период воздействия пониженными температурами (середина лета) снижение интенсивности фотосинтеза у листьев томата обыкновенного было незначительным; в результате этого по интенсивности фотосинтеза он превосходил томат волосистый. В конце лета интенсивность фотосинтеза у этих двух видов выравнивалась, а осенью стала выше у томата волосистого. В среднем за период наблюдений интенсивность поглощения $C^{14}O_2$ при воздействии пониженных ночных температур снизилась у томата обыкновенного на 23%, а у томата волосистого на 12%. У томата обыкновенного при длительном воздействии пониженной температуры наблюдалось скручивание листьев, видимо, вследствие их обезвоживания (Жолкевич, 1955).

Нами выявлена различная реакция фотосинтетического аппарата листьев разных видов и сортов 80-дневных растений свеклы на пониженные ночные температуры (табл. 2).

У столовой свеклы сорта Пушкинская плоская и листовой сорта Швейцарский мангольд мы не наблюдали снижения поглощения $C^{14}O_2$, у других же видов и сортов отмечено уменьшение интенсивности дневной ассимиляции: у столовой сорта Эльбрусская зимняя — на 14%, у сахарной Белоцерковской односемянной — на 35%, у свеклы Приморской — на 43%. Данные о повышенной интенсивности фотосинтеза у местного сорта Пушкинская плоская согласуются с исследованиями, проведенными в холодном 1962 году (растения выращивались в поле), когда этот сорт выделялся высокой потенциальной интенсивностью фотосинтеза. Так, интенсивность поглощения $C^{14}O_2$ за 10 минут, измеренная 12 августа 1962 г., составила: у свеклы Приморской — 1420±40 имп./мин. (средние арифметические величины из 18 определений фотосинтеза), у листовой — Швейцарского мангольда — 1330±100, у сахарной сорта ВНИИСП-1 — 1490±50, у сахарной Бета К-91 — 1400±60, у столовой Пушкинской плоской — 1830±80, у полусахарной белой — 1480±60, у столовой

ТАБЛИЦА 2

Последействие пониженной ночной температуры на интенсивность дневной ассимиляции $C^{14}O_2$ листьями различных видов и сортов свеклы (Средние арифметические из двух определений интенсивности фотосинтеза)

Сорт	Часы суток[1]							Интенсивность фотосинтеза в процентах от величины ассимиляции $C^{14}O_2$ при 25 ± 40
	8	10	12	14	16	18	сумма	
	интенсивность фотосинтеса в имп./мин. на 10 мг сухого вещества							
Ночная температура 25 ±4°								
Сахарная, Белоцерковская односемянная . . .	650 ±70	420 ±10	960 ±40	740 ±30	710 ±20	880 [2]	4360	100
Столовая, Пушкинская плоская	700 ±10	480 ±80	750 ±290	810 ±20	1070 ±140	1070 ±150	4880	100
Столовая, Эльбрусская зимняя	570 ±10	550 ±90	1070 ±10	840 ±100	1030 ±100	660 ±160	4720	100
Приморская	560 ±60	520 ±0	1090 ±10	860 ±80	1000 ±70	880 ±50	4910	100
Листовая, Швейцарский мангольд	690 ±100	560 ±30	860 ±30	930 ±50	960 ±60	910 ±90	4910	100
Ночная температура 14 ±9°								
Сахарная, Белоцерковская односемянная . . .	430 ±20	300 ±40	570 ±200	440 ±20	690 ±90	390 [2]	2820	65
Столовая, Пушкинская плоская	580 ±30	590 ±110	1230 ±120	860 ±40	850 ±230	900 ±150	5010	104
Столовая, Эльбрусская зимняя	640 ±20	450 ±20	890 ±10	790 ±60	690 ±20	610 ±50	4070	86
Приморская	490 ±70	420 ±150	470 ±50	550 ±180	620 ±240	380 ±60	2930	57
Листовая, Швейцарский мангольд	640 ±20	610 ±130	1190 ±250	960 ±200	960 ±90	820 [2]	5180	105

[1] Ночные температуры, предшествовавшие опыту, приведены на рис. 1.
[2] Одно измерение интенсивности фотосинтеза.

Эльбрусской зимней — 1360±80. Интенсивность ассимиляции $C^{14}O_2$ у корнеплодных разновидностей и сортов в полевых опытах составила 74—81%, а у листовой свеклы — 73% от интенсивности ассимиляции столовой свеклы Пушкинской плоской.

Итак, близкородственные виды томатов и свеклы различного эколого-географического происхождения обнаруживают разную реакцию на пониженные ночные температуры: горный вид томатов и сорт свеклы, выведенный в северном районе, сохраняют высокую интенсивность ассимиляции углекислоты в дневное время при воздействии пониженных ночных температур, в то время как долинный вид томатов, а также виды и сорта свеклы южного происхождения значительно снижают интенсивность ассимиляции в этих условиях.

ЛИТЕРАТУРА

Есипова И. В. (1959). Последействие высоких и низких температур на фотосинтез хлопчатника. Физиолог. раст., 6, 1. — Жолкевич В. Н. (1955). К вопросу о причинах гибели растений при низких положительных температурах. Тр. инст. физиолог. раст. АН СССР, 9. — Заленский О. В., О. А. Семихатова, В. Л. Вознесенский. (1955). Методы применения радиоактивного углерода C^{14} для изучения фотосинтеза. — Незговоров Л. А. (1956). Последействие низких положительных температур на фотосинтез теплолюбивых растений. Физиолог. раст., 3, 6. — Семихатова О. А. (1960). Последействие температуры на фотосинтез. Бот. журн., 45, 10. — Harder R. (1924). Über die Assimilation von Kälte- und Wärmeindividuen der gleichen Pflanzenspezies. Jahrb. Wiss. Bot., 64, 1. — Izhar S. a. D. H. Wallace. (1967). Effect of night temperature on photosynthesis of *Phaseolus vulgaris* L. Crop. Science, 7, 5.

Институт биологии
Карельского филиала
АН СССР,
г. Петрозаводск.

(Получено 8 IX 1964).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК (048)002.01 : 581.9+581.8+581.4+582 : 001.4] : 634.0.17 (47+57)

ДЕРЕВЬЯ И КУСТАРНИКИ СССР, тт. 1—7 (1949—1965)[1]

A. K. SKVORTZOV. TREES AND SHRUBS OF THE U. S. S. R.
VOLS. I—VII (1949—1965)

Большой коллективный труд, подготовленный и изданный под редакцией С. Я. Соколова Ботаническим институтом Академии наук СССР, является значительным достижением советских ботаников. Такой капитальной дендрологической сводки у нас в стране еще не было. Неудивительно, что все издание быстро разошлось, и приобрести полный комплект давно уже стало невозможным. Подобно тому как появление «Флоры СССР» вызвало к жизни целый каскад республиканских и региональных флор, так и «Деревья и кустарники СССР» (для краткости будем далее называть это издание ДК) послужили стимулом и основой для серии региональных дендрологий. Переиздание ДК безусловно станет очень скоро реальной и актуальной задачей. Поэтому критическое рассмотрение этого труда еще и сейчас представляется уместным.

Ретроспективный обзор, разумеется, не должен быть слишком детальным: через 10—15 лет после выхода в свет того или иного тома ДК частных поправок и уточнений, естественно, наберется великое множество. Смысл критических замечаний теперь, конечно, заключается не в том, чтобы упрекать составителей ДК (тем более что и редактора издания, С. Я. Соколова, и многих других авторов уже нет в живых), а в том, чтобы предостеречь будущих составителей второго издания от некритического отношения к первому и от повторения его недостатков.

Место труда «Деревья и кустарники СССР» в отечественной дендрологической литературе

«Новую историю» отечественной дендрологии надо начинать, конечно, с выхода в свет «Русской дендрологии» Э. Л. Регеля (1870—1883) — труда, еще и до сих пор не вполне утратившего своего значения. В нем описываются деревья и кустарники (дикие и культивируемые), устойчивые в Ленинграде, Прибалтике и «средней полосе». Всего здесь приводится 471 вид с большим количеством разновидностей. Сразу вслед за «Русской дендрологией» появились «Деревья и кустарники Кавказа» Я. С. Медведева (1883), где описано 311 дикорастущих видов. В самом начале века вышли в свет труды В. М. Пеньковского (1901) и Э. Л. Вольфа и И. В. Палибина (1904). Книга Пеньковского содержит около 800 видов и охватывает отчасти уже и Сибирь; в ней много новых и ценных сведений и рекомендаций, но вместе с тем и очень много ошибок, из-за которых эта книга не получила широкого распростра-

[1] «Деревья и кустарники СССР, дикорастущие, культивируемые и перспективные для интродукции». Том 1 под ред. С. Я. Соколова и Б. К. Шишкина, тома 2—6 под ред. С. Я. Соколова. Том 1: Голосеменные. 463 стр., 94 фиг., 1949. — Том 2: Покрытосеменные (Однодольные — сем. Маревые). 611 стр., 147 фиг., 1951. — Том 3: Сем. Троходендровые — Розоцветные. 872 стр., 126 фиг., 1954. — Том 4: сем. Бобовые — Гранатовые. 974 стр., 137 фиг., 1958. — Том 5: Сем. Миртовые — Маслиновые. 544 стр., 41 фиг., 1960. — Том 6: Семейства Логаниевые — Сложноцветные. 379 стр., 36 фиг., 1962. — Том 7: С. Я. Соколов и О. А. Связева, География древесных растений СССР. 265 стр., 6 рис. + вкладные карты, 1965. — Тома 1—6. Изд. Акад. наук СССР, М.—Л., том. 7. Изд. «Наука», М.—Л.

Том 7, содержащий географические обобщения, может служить предметом отдельной рецензии, тем более что он тесно связан с появившимся одновременно трудом тех же авторов «Хорология древесных растений СССР». («Комаровские чтения», вып. XVII). В настоящем обзоре в силу ограниченности места содержание 7-го тома специально рассматриваться не будет.

нения и признания. «Определитель» Вольфа и Палибина имел в основном популярный характер. В 1915 г. появилась превосходная для своего времени книга Э. Л. Вольфа «Декоративные кустарники и деревья для садов и парков». Здесь, в отличие от вышепоименованных трудов, основной упор делается не на ботаническое описание, которое почти отсутствует, а на эстетическую и садоводческую стороны дела. Названными сочинениями и исчерпывалась основная дендрологическая литература дореволюционной России.

В 1917—1945 гг. изучение древесных пород в нашей стране значительно продвинулось вперед; умножилась и дендрологическая литература. В важнейших публикациях этого периода подводились итоги наблюдений над дендрологическими коллекциями (Э. Л. Вольфа и С. Д. Георгиевского в Ленинграде и средней полосе; Г. В. Воинова, М. И. Адо, С. Г. Гинкула, А. М. Кормилицына в Крыму и на Черноморском побережье и многих других). Появились и руководства учебного типа, в частности «Хвойные породы» и «Лиственные породы» В. Ф. Овсянникова (1925, 1930а, б, 1931, 1934) и замечательная «Дендрология с основами лесной геоботаники» под редакцией В. Н. Сукачева (1934 г., 1938 г.). Однако справочных обобщающих трудов, которые смогли бы заменить дореволюционные сводки Регеля, Вольфа, Медведева, в этот период еще не было. В то же время потребность в большом сводном справочном руководстве по дендрологии СССР все более обострялась. И только в послевоенный период создание ДК смогло эту потребность удовлетворить. Таким образом, ДК явились в известном смысле завершением и итогом первого полувека развития советской дендрологии.

База создания труда. Авторство

Важнейшей предпосылкой создания ДК было успешное продвижение издания «Флоры СССР». Для страны таких размеров, как наша, не могло быть и речи о полноценном дендрологическом справочнике, если бы он не включал прежде всего сведения о деревьях и кустарниках отечественной флоры. К моменту выхода в свет первого тома ДК уже существовало 14 томов «Флоры СССР»; и далее все тома ДК выходили после появления томов «Флоры СССР», содержащих соответствующие систематические группы.

Вполне закономерно, что и создание ДК было предпринято тем же учреждением, в котором создавалась «Флора СССР» — Ботаническим институтом Академии наук СССР.

В написании ДК приняло участие 47 авторов, главным образом сотрудников Ботанического института АН СССР. Особенно велика доля участия С. Я. Соколова, Б. Н. Замятнина, Ф. С. Пилипенко, Н. В. Шипчинского, А. С. Лозины-Лозинской, О. М. Полетико. Кроме того, редакция попыталась привлечь еще и дополнительные оригинальные материалы, опубликовав обращения ко всем дендрологам СССР с просьбой о присылке сведений о своих живых коллекциях и о результатах наблюдений над ними («Природа» 1950, № 10; Бот. журн., 1951, № 1). Такие сведения были получены от 64 корреспондентов из различных концов страны. Подобное коллективное сотрудничество, конечно, заслуживает самой большой похвалы.

Вместе с тем одно обстоятельство в отношении авторства ДК представляется не совсем положительным. Хотя ДК создавались в том же учреждении, что и «Флора СССР», ее основные авторы приняли очень мало участия в работе над ДК. Правда, Ан. А. Федоров написал раздел о грушах, а В. И. Грубов — о Крушиновых, но таких примеров немного. Так, о березах для ДК не написали ни О. И. Кузенева, ни В. Н. Васильев. Не приняла участия в подготовке ДК А. И. Пояркова, известный знаток таких родов, как *Ribes*, *Spiraea*, *Crataegus*, *Cotoneaster*, *Acer*; все эти роды обработаны для ДК другими авторами. Точно так же, шиповники для ДК обработаны не С. В. Юзепчуком (и не В. Г. Хржановским, хотя он в те же годы был занят монографической обработкой рода); виноград — не П. А. Барановым или И. Т. Васильченко, и т. д. Разумеется, какой-либо монополии на те или иные роды существовать не может; понятно и то, что «чистые» систематики могут оказаться недостаточно сведущими в вопросах интродукции и культуры. Но ведь и дендролог-интродуктор тоже не может быть универсалом и очень во многом volens-nolens должен следовать за систематиком. В результате в ДК многие разделы в значительной мере построены на прямых заимствованиях из «Флоры СССР» (*Salix*, *Calophaca*, *Myricaria*, *Fraxinus*, *Thymus* и многие другие).

Принципы отбора видов

Если судить по названию труда, ДК должны включать все древесные и кустарниковые виды природной флоры СССР, а также виды, культивируемые или перспективные для культуры в открытом грунте где-либо в пределах СССР. Этим, однако, круг подлежащих включению видов еще не очерчивается вполне точно. Возникают по крайней мере два вопроса: 1) как провести границу между кустарниками и травянистыми растениями и 2) что считать «перспективным для интродукции». Своих установок по этим вопросам редакции не излагает, но о них можно судить по содержанию труда.

В отношении того, что можно относить к кустарникам, позиция редакции ДК явно максималистская: в число их включаются и мельчайшие кустарнички (как например, *Vaccinium oxycoccos*, *Bryanthus gmelinii*, *Harrimanella hypnoides*), и полу-

кустарники, и даже большое количество растений, отнесение которых к полукустарникам далеко не бесспорно. Так, включены многие виды *Haplophyllum*, *Ajuga*, *Plectranthus*, *Teucrium*, *Asperula* и др. (в том числе и *Ajuga pseudochia*, заведомо травянистое растение). Разумеется, можно по-разному подходить к определению понятия «полукустарник»: можно основываться на соотношении размеров зимующих и незимующих частей, или же степени их одревеснения, или высоте расположения зимующих почек над уровнем почвы и пр. Однако, включая те или иные виды в сферу дендрологии, необходимо принимать во внимание и чисто практические соображения. Например, у наших видов *Plectranthus* зимующие почки расположены иногда несколько выше уровня почвы на одревесневшей нижней части стебля, а у *Nepeta* или *Leonurus* — ниже уровня почвы; тем не менее о каком-либо различии формы роста *Plectranthus*, *Nepeta* и *Leonurus*, которое могло бы иметь значение для дендролога и садовода, говорить не приходится; практически все они — высокие многолетние травы.

Не менее трудно решить и вопрос, следует ли относить к «деревьям и кустарникам» растения-подушки (*Acantholimon*, многие виды *Gypsophila*, *Astragalus* и пр.). Здесь авторы ДК большей частью шли на компромисс, включая в этот труд все подобные виды, но давая им сокращенную характеристику или ограничиваясь одним перечислением. Такой же компромисс наблюдается и в отношении некоторых групп полукустарничков, богатых трудно различимыми видами (*Thymus*, *Scutellaria*). Конечно, все эти компромиссы вполне допустимы. Но представляется также допустимым и даже лучшим другое решение: и растения-подушки, и мелкие полукустарнички, и растения, у которых одревесневающие части очень малы по сравнению с неодревесневающими, — попросту исключить.

Зарубежные сводки Шнейдера, Редера, Крюсмана и других очерчивают свой видовой ассортимент в основном определенной климатической выносливостью растений, при этом не делается строгого различия между фактическим наличием экзотов в той или иной стране и возможностью их выращивания. Авторы ДК стремятся к большей инвентарной точности и включают, как правило, только те виды, которые хотя бы однажды были успешно выращены где-либо в СССР. Под «перспективными для интродукции», очевидно, и подразумеваются виды, более или менее успешно испытанные, но не получившие еще распространения. Виды, которые, вероятно, могли бы расти у нас, но об испытании которых авторы не имели сведений, приводятся в ДК лишь в немногих случаях. Так, в число 56 описываемых видов рода *Rhododendron* включен только один (*R. poukhanense*), никогда не испытывавшийся в СССР. Между тем можно назвать только для Прибалтики еще 20—25 видов, представляющих декоративный интерес и хорошие шансы на культуру, но еще не испытанных, а для Колхиды — и гораздо больше. Если «перспективность для интродукции» понимать в буквальном смысле, то ДК надо было бы пополнить еще многими сотнями, а то и доброй тысячей видов. Надо ли было подобным образом расширять содержание труда? Разумеется, полных описаний и рисунков потенциальных интродуцентов давать не следовало; не было необходимости и вводить их в ключи для определения. Но какие-то, хотя бы самые краткие указания все-таки были бы желательны и прежде всего относительно видов, которые перспективны не только для самых теплых «пятачков» нашей страны. Судя по предисловию к 1-му тому, редакция собиралась в заключительном томе наметить перспективы и рекомендации для дальнейшей интродукции, но это намерение осталось неосуществленным.

Использование литературных источников

Руководство типа ДК должно представлять собой достаточно полную и по возможности критическую сводку данных, рассеянных в многочисленных публикациях по частным вопросам.

Составители ДК широко черпали сведения из литературы. К каждому тому приложены списки «основной использованной литературы», иногда весьма обширные (например, к 5 тому — почти на 10 страницах). Широко использована не только для номенклатуры и ключей, но и для составления морфологических характеристик видов «Флора СССР». Использованы для этого и зарубежные источники, особенно труд Редера; многие описания в ДК почти повторяют описания, данные Редером (*Philadelphus inodorus*, *Fendlera*, *Malus toringoides*, *Ilex verticillata*, *Erica vuédaris*, *E. carnea* и многие другие). Такие заимствования допустимы, но их следовало бы в какой-то форме оговаривать, что, к сожалению, далеко не всегда сделано. Основаны в значительной мере на компиляции разделы о *Ceratonia*, *Acacia*, *Vitis*, *Camelia*, обзоры сортов персиков и абрикосов и т. д., но и здесь нет точных ссылок на первоисточники.

Следовало бы вместо общего списка литературы в конце книги (или наряду с ним) давать ссылки на литературу в надлежащих местах текста; в частности, желательно было бы давать перечни наиболее важной литературы по каждому роду. Это очень увеличило бы справочную ценность руководства и имело бы большое методическое значение, так как не замыкало бы читателя в рамках сведений и суждений, заключенных в самих ДК. Малоискушенный читатель часто склонен смотреть на труды типа «Флоры СССР» или ДК как на абсолютные стандарты; предостеречь от этого лучше всего могут достаточно обильные литературные

ссылки. Текст известного «Хандбуха» Шнейдера, несмотря на чрезвычайную компактность изложения, буквально пестрит ссылками.

Чтобы свести к минимуму пропуски важных указаний на поведение интродуцированных видов и даже на их наличие, следовало создать общий для всего издания подсобный литературно-справочный аппарат. Судя по всему, такого подсобного аппарата создано не было (недостаток не только ДК, но и многих других коллективных трудов!). Только отсутствием сводной картотеки и «самообслуживанием» авторов можно объяснить большое количество упущений, иногда непростительных. Я взял наугад несколько хорошо известных публикаций, содержащих списки интродуцированных видов, и почти во всех обнаружил виды, пропущенные в ДК. Так, в книге Э. Л. Вольфа (1915) для юга европейской части СССР приводятся *Neviusia alabamensis* Gray и *Osmaronia cerasiformis* (Torr. et Gray) Greene. В другой работе Вольфа (1917) указываются для Ленинграда *Muhlenbeckia axillaris* (Hook.) Walp., *M. complexa* (Cunn.) Meisn., *Pachistima myrsinites* Raf., *P. canbyi* Gray, *Xanthorhiza simplicissima* Marsh., *Peraphyllum ramosissimum* Nutt., *Pentastemon bridgesii* Gray, *P. fruticosus* Greehe, *P. menziesii* Hook. Все эти виды пропущены в ДК. В семенном каталоге Никитского сада 1940 года значатся *Clematis campaniflora* Brot., *C. koreana* Kom., *C. ovata* Pursh (*C. ochroleuca* Ait.), *C. stans* Sieb. at Zucc. И эти виды не попали в ДК; в то же время, судя по списку А. М. Кормилицына (1960), в Никитском саду они продолжали существовать и 20 лет спустя. В этом же списке указывается на наличие в Никитском саду старых экземпляров *Buddleia fallowiana* Balf. и *B. thyrsoides* Lam., которые также не попали в ДК.

Из видов отечественной флоры пропущены *Asparagus verticillatus* L., *Salix silesiaca* Willd., *S. elaeagnos* Scop., *S. alpina* Scop., *S. retusa* L., *Eurotia lenensis* Kumin., *E. fruticulosa* Pazij., *Cerasus chodschaatensis* Pjat. et Lincz., *Cotoneaster hissarica* Pojark., *C. knorringiana* Pojark., *C. popovii* Chrshan., *Rosa pendulina* L., *Potentilla salessoviana* Steph., *Gaillonia szovitsii* C. A. Mey. В годы, предшествовавшие выпуску 3-го тома ДК (содержащего сем. *Rosaceae*), шло интенсивное изучение шиповников. Однако в ДК не попало 75 (!) видов рода *Rosa* из числа описанных Г. П. Сумневичем, М. В. Культиасовым, С. В. Юзепчуком и В. Г. Хржановским и опубликованных не позже 1951 года. Можно было относиться с опаской к такому каскаду новых видов, но упомянуть их было необходимо, тем более что виды тех же авторов, опубликованные в те же годы в ленинградских изданиях, упоминаются (хотя, к сожалению, и без ссылок на первоописания).

Alnus viridis DC., *Syringa josikaea* Jacq. и *Lonicera nigra* L. странным образом не указываются для территории СССР, хотя они растут у нас дико в Карпатах. Наоборот, как якобы дикорастущие в СССР указываются *Syringa vulgaris* L. и *S. persica* L.; досадная ошибка эта повторяется и в сводном списке 7-го тома. Как дикорастущий в Закавказье указан *Fraxinus ornus* L., который, по-видимому, вообще не принадлежит к аборигенной флоре СССР. Про *Solanum sisymbrifolium* Lam. говорится (6 : 95), что результаты испытаний его остались неизвестными. Между тем из «Определителя растений Кавказа» А. А. Гроссгейма (1949 г.) легко было узнать, что вид этот ведет себя на черноморском побережье как однолетний сорняк. В 1958 г. в ДК было написано про *Daphne julia* K.-Pol., что она в культуре неизвестна, тогда как еще в 1954 г. появилась заметка С. В. Голицына и Н. П. Медведева, посвященная опыту культуры этого растения. И так далее.

Списки литературы выглядят довольно пестрыми, что тоже отражает «самодеятельность» авторов — результат недостаточной разработанности библиографической основы. Например, в списке литературы 5-го тома обращает на себя внимание обилие работ, касающихся рода *Eucalyptus* и флоры Австралии, причем упоминается много очень узкоспециальных статей. С другой стороны, в этом же списке отсутствует ряд важнейших работ по родам *Rhododendron* и *Syringa* (J. B. Stevenson, Species of Rhododendron, 1930; C. G. Bowers, Rhododendrons and Azaleas, 1936; S. D. Mac Kelvey, The Lilac, 1928; Н. К. Вехов. Сирень, 1953). В списке периодических изданий непростителен пропуск «Бюллетеня Главного ботанического сада».

Терминология и номенклатура

Во всяком справочнике весьма важны четкость и ясность изложения, а для этого необходима четкая терминология. В целом в ДК описания составлены правильно, в соответствии с установившимися ботаническими и дендрологическими приемами. Но все же некоторые недостатки должны быть отмечены. Единая для всего труда предварительная терминологическая разработка, по-видимому, отсутствовала. Это заметно прежде всего в отношении характеристики жизненных форм (на что отчасти уже было обращено внимание в рецензии Н. А. Бородиной и Л. С. Плотниковой, 1967). В томе 7 в сводном списке природной дендрофлоры деревья и кустарники делятся на несколько классов ($Д_1$—$Д_4$, $К_1$—$К_4$). Однако расшифровки этого подразделения не дается, и в основных томах подразделение это не применялось. Не уточнено разграничение между травянистым многолетником и полукустарником. Но и различие между полукустарником и кустарником не всегда проведено ясно. Например, виды *Ruscus* и даже *Danaë* характеризуются просто как полукустарники, что вносит в представление об этой жизненной форме неясность. Далее, если признается в качестве особой жизненной формы кустарничек, то ло-

гично ставить вопрос и о различении формы полукустарничка; в ДК полукустарнички не фигурируют, но позиция редакции в этом вопросе никак не пояснена и не аргументирована. Нет в ДК и определенности в употреблении термина лиана. Например, *Lapageria* и *Smilax* характеризуются как «кустарниковые лианы» — термин, очевидно, требующий уточнения. В то же время в описании *Smilax excelsa* говорится не про ствол, а про стебель; не проводится различия между жизненными формами *S. excelsa* и *S. oldhamii*, хотя в действительности последняя резко отличается незимующим травянистым стеблем.

Встречаются досадные погрешности в описаниях; нередко они недостаточно четкие и морфологически неточные. М. Г. Пахомова (1958) в рецензии на обработку в ДК миндалей уже указала некоторые такие погрешности. А вот, например, характеристика соцветия *Viburnum lentago* (6 : 178): «Соцветия — на концах боковых ветвей, сидячие, несколько выпуклые зонтиковидные метелки». Как могут быть метелки сидячими или зонтиковидными — непонятно Да и подходящи ли вообще термины зонтик и метелка для характеристики цимозного соцветия *Viburnum*? У пальм (2 : 56) «цветки в простых или сложных соцветиях, последние до распускания скрыты в охватывающем их чехле и вместе с ним образуют початок. Околоцветник двойной, по отцветании остающийся при плоде, простой, состоящий из двух кругов одинаковых листочков, или сложный — из чашечки и венчика». Тоже не очень точно и не слишком ясно.

Было бы очень полезно, если бы в начале или конце труда его авторы дали объяснение и определение морфологических (и иных специальных) терминов.

Латинские названия родов, секций и видов в ДК даются с точными ссылками на первоописание, что, конечно, следует одобрить. Для видов приводятся также синонимы (но уже без точных ссылок). Иногда синонимы отобраны недостаточно тщательно и приводятся явно в избыточном количестве (например, у некоторых бамбуков, у секуринеги, некоторых видов *Cornus*). Происхождение латинских названий не объяснено, и это, конечно, очень жаль. Невнимание к происхождению латинских названий ведет иногда и к неправильному образованию русских названий. Например, *Andromeda polifolia* и *Kalmia polifolia* по-русски именуются как «андромеда многолистная» и «кальмия многолистная». Между тем «poli-» — это совсем не греческое «poly-», обозначающее «много», а происходит от греческого же «polios», что значит «седой» или «белый»; таким образом, переводить «polifolia» надо как «белолистная» (точнее, «белолистка», так как первоначально название было употреблено Буксбаумом как родовое, *Polifolia*). *Ligustrum ibota* нельзя именовать «бирючина Ибота», так как «*ibota*» — не имя собственное, а японское название растения. *Hypericum coris* нельзя переводить как «кожистый», так как слово «coris» не происходит и не может быть произведено от слова «corium» (кожа), а идет от «koris» — названия какого-то растения у Диоскорида.

Для названий, образованных от имен собственных, надо было указать, в честь кого они даны. Следовало бы расшифровать сокращения имен авторов таксонов с указанием дат из жизни. Специфическим достоинством «Дендрологии» К. Коха, заставляющим и поныне высоко ценить эту столетней давности книгу и постоянно к ней обращаться, как раз являются подробные сведения об авторах и о происхождении названий (Koch, 1869—1873).

В нашей стране широкие круги практиков пользуются преимущественно русскими названиями деревьев и кустарников. Поэтому правильно поступила редакция ДК, последовательно приведя параллельно с латинской также и русскую номенклатуру (зарубежные справочники, как известно, часто ограничиваются латинскими названиями, особенно для видов). Однако русскую номенклатуру растений, к сожалению, еще никак нельзя считать вполне сложившейся и удовлетворительной. Поэтому русские названия требуют к себе большого внимания. И в связи с этим в адрес ДК следует сделать несколько замечаний.

Если существуют русские достаточно укоренившиеся и удобопроизносимые названия, применявшиеся хотя бы к одному виду того или иного рода, то их следует принимать за родовые названия; это лучше, чем простая транслитерация латинских названий. Так, при наличии русского названия «заманиха» не следует называть род «эхинопанакс» (5 : 167); не следует принимать название «церцис» (4 : 40), если есть русские «багряник» или «иудино дерево». Шире надо прибегать и к переводам названий. Если *Calycanthus* уже обычно у нас называется чашецветником или чашецветом, то почему бы не перевести и *Chionanthus* как «снегоцвет»?

Русским видовым эпитетам следует придавать форму либо прилагательных, либо родительного падежа имен собственных, но никак не транслитерировать латинский эпитет. Когда в качестве русского названия фигурирует, например, «родотамнус хамецистус» (5 : 312), это выглядит карикатурно; лучше не давать никакого русского названия, чем давать такое.

Передача на русском языке названий, образованных от имен собственных, должна быть по возможности точной. Из латинского названия «Forsythia», произносить ли его на английский манер или на латинский, никак не может получиться на русском языке «форсеция» (5 : 430); может быть либо «форсайтия», либо «форсития». Неудачен перевод видового названия «*Griffithianum*» (5 : 271) как «Гриффпца»; правильнее «Гриффита». *Cytisus rochelii* — ракитник, но не «Рошаля» (4 : 126), а «Рохеля»: Рохель был садовником в Будапеште; его же именем назван

и род из Бурачниковых (рохелия). *Manihot carthagenensis* — не «картагинский», а «картахенский», по имени города Картахена в Колумбии, и так далее.

В русском языке существительные мужского рода в именительном падеже не имеют окончаний и состоят из одной только основы. В латинском же и греческом языках в именительном падеже имеются окончания «-os», «-us». Поэтому при русификации, например, латинских слов «circus» или «nervus» окончание «-us» отбрасывается: «цирк», «нерв». Также и с названиями растений: правильной русификацией названий *Osmanthus*, *Chionanthus*, *Phyllanthus*, *Sapindus* будет «османт», «хионант», «филлант», «сапинд», но не «османтус», «хионантус», «филлантус», «сапиндус» (ряд названий и в ДК дан правильно: каликант, платан и др.). Аналогично следует поступать, если слова, имеющие в классических языках средний род и окончание «-on», «-um», при русификации переходят в мужской род: *Rhododendron*, *Daphniphyllum*, *Desmodium* по-русски следует передавать так: «рододендр», «дафнифилл», «десмодий». Форму «рододендр» вместо «рододендрон» употреблял уже Я. С. Медведев (1883); такая форма не только короче и удобнее, но и благозвучнее. Правда, та же благозвучность не позволяет усечь окончание «-us» в очень коротких словах: фикус, кактус.

Греческие окончания «-е», «-оё» обозначают женский род. По-русски же окончание «-е» дает средний род. Поэтому, если при русификации греческих слов, оканчивающихся на «-е», сохраняется женский род, надо соответственно менять окончание: *Chamaedaphne* по-русски будет не «хамедафне» (5 : 330), а «хамедафна». Наши прапрадеды были более подкованы филологически, и потому, например, греческое имя Zoë издавна писалось по-русски Зоя, а не «Зоэ». Не следует и дифтонги «eu», «au» транслитерировать как «эу» или «ау». Правильнее писать «эв» и «ав»; поэтому не «элеутерококкус» (5 : 175), а «элевтерококк», не «леукотоэ» (5 : 334), а «левкотоя». Ведь мы пишем «аврора» и «автор», но не «аурора» и «аутор».

Вопросы систематики

Материал в ДК расположен по системе Энглера. Даются довольно подробные характеристики семейств и родов. Названия и характеристики порядков опущены, но зато нередко указаны подсемейства, трибы, подроды и секции, редко ряды. Очень полезны, несмотря на неизбежную их приблизительность, сведения об общем числе видов, области распространения, экологии, даваемые при характеристиках большинства семейств и родов. Имеются ключи для определения семейств, родов и видов. В некоторых случаях (*Crataegus*, *Cytisus* и др.) не все описываемые виды содержатся в ключах; иногда же, наоборот, не все виды, содержащиеся в ключе, далее трактуются в описательном тексте (например, *Solanum*).

Одной из центральных проблем и в то же время одной из самых больших трудностей при написании дендрологического руководства является таксономическая трактовка рассматриваемых групп. Даже в нашем умеренном климате, в странах, флора которых интенсивно изучается по 100, 200 и более лет, и даже среди таких важных и заметных растений, как деревья и кустарники, все еще остается поразительно много групп, в систематике которых пока что не достигнуты желательная ясность и стабильность. Достаточно назвать такие роды, как *Salix*, *Populus*, *Betula*, *Calligonum*, *Ulmus*, *Quercus*, *Pyrus*, *Cotoneaster*, *Crataegus*, *Rosa*, *Cytisus*, *Tilia*, *Fraxinus*. На что уж, казалось бы, невелик род *Tilia*, а какой разнобой во мнениях: на нашем Дальнем Востоке И. В. Васильев в ДК (4 : 660) различает 8 видов, а В. Н. Ворошилов во «Флоре Советского Дальнего Востока» (1966 : 297) — только 4; до сих пор нет уверенности, являются ли *Tilia rubra* DC., *T. caucasica* Rupr., *T. begoniifolia* Stev., *T. dasystyla* Stev., *T. euchlora* Koch, *T. ledebourii* Borb. синонимами или же самостоятельными видами; неясно, что такое *T. europaea* L., и т. д.

Вследствие прогрессирующей специализации дендролог ныне большей частью уже не является, как в эпоху Регеля и Сарджента, одновременно и систематиком. В результате составитель дендрологического справочника оказывается перед выбором: либо вовлекать в число авторов специалистов-систематиков по всем важнейшим группам, либо пользоваться уже имеющимися систематическими трактатами. В последнем случае работа значительно ускоряется, но изложение приобретает компилятивный или в какой-то мере эклектический характер. Редакция ДК шла в основном по последнему пути.

При компилятивном изложении большое затруднение представляют «мелкие» виды, недостаточно ясные в отношении своих признаков, ареала и т. д. С одной стороны, они вызывают понятное недоверие, с другой, не изучая самих растений, трудно решиться эти виды «закрыть» и поставить в синонимы. Поэтому компилятивный подход обычно вынуждает к некритическому признанию всех видов, какие только были описаны. Очень показательным был в свое время пример книги С. С. Станкова и В. И. Талиева (1949, 1957). Нарочито широкую, приноровленную к учебным целям подачу видов В. И. Талиевым С. С. Станков чисто механически соединил с видодробительским экстремизмом М. В. Клокова. В силу этой же причины и в ДК виды многих родов отечественной флоры слишком измельчены. В сводном списке в 7-м томе, например, перечисляется 73 вида берез; по убеждению автора этих строк, немного знакомого с систематикой берез, их вряд ли более 20. Тополей приводится 36 видов, в действительности их, вероятно, 14—15. Несомненно преувеличено число видов в родах *Larix*, *Calligonum*, *Malus*, *Pyrus*, *Rubus*, *Cytisus*, *Genista*, *Solanum*, *Lonicera*.

Было бы правильно давать полные подробные описания только вполне ясных, бесспорных видов, виды же «мелкие» и пока еще недостаточно ясные кратко характеризовать в примечаниях так, как это широко практикуется у Редера и как сделано кое-где и в самих ДК (например, в отношении кавказских видов *Ilex*, описанных А. И. Поярковой, 4 : 348). Однако большей частью это не делается, что создает для читателя серьезные затруднения. Например, в ключе для определения видов рода *Solanum* на равных правах со всеми прочими даны *S. persicum* Willd., *S. depilatum* Kitagawa, *S. pseudopersicum* Pojark., *S. litorale* Raab, *S. marinum* (Bav.) Pojark., *S. megacarpum* Koidz., *S. asiae-mediae* Pojark. Различаются они все по ключу слабо и ненадежно, в дальнейшем же тексте о них вообще ничего не говорится. Читатель остается в полном недоумении. Между тем достаточно было указать, что все 7 видов — это мелкие расы из цикла *S. dulcamara* L., и все сразу стало бы ясно.

В роде *Cytisus* виды, понимаемые как очень мелкие, также даны в качестве полноправных; при этом расы, относящиеся к разным циклам, даже отчасти перемежаются. Между тем в большинстве своем эти «виды» весьма сомнительны и во всяком случае трудно различимы (как например, *C. ratisbonensis* Schaeff., *C. ruthenicus* Fisch., *C. borysthenicus* Gruner, *C. lindemannii* V. Krecz., *C. kreczetoviczii* Wissjul., *C. paczoskii* V. Krecz., *C. zingeri* V. Krecz.). И здесь следовало бы выделить и полностью характеризовать только ясные, надежные виды, мелкие же и пока себя не оправдавшие (в частности, все виды В. И. Кречетовича) упомянуть лишь в примечаниях.

Компилятивный подход может привести и к еще более досадным казусам. Как было упомянуто, *Solanum persicum* Willd. в ключе признается за самостоятельный вид. Однако далее, в описательном тексте, он не фигурирует; зато в составе *S. dulcamara* L. приводится *f. indivisum* Boiss., которая есть не что иное, как тот же *S. persicum* Willd. Этой форме приписываются перисто-рассеченные листья, тогда как на деле ее отличает, как говорит и название, именно отсутствие надрезанных или рассеченных листьев. Для *Lycium barbarum* (6 : 98) дается описание, заимствованное с некоторыми сокращениями из «Флоры СССР» (т. 22 : 82). Дано 4 синонима, которых, однако, нет под этим видом во «Флоре СССР»; наоборот, в ДК отсутствуют синонимы, указанные для *L. barbarum* во «Флоре СССР». Как область первоначального распространения ДК указывают Сев. Африку и Иран, а «Флора СССР» — Китай, провинцию Ганьсу. Причина такого разногласия в том, что название и описание вида взяты из «Флоры СССР», а синонимы и ареал — от Редера; у Редера же вид, приводимый во «Флоре СССР» как *L. barbarum*, идет под названием *L. halimifolium*. При компиляции это осталось незамеченным.

В ДК широко представлена внутривидовая систематика — разновидности, формы, сорта. Это, конечно, можно только приветствовать. Можно было бы упрекнуть авторов и редактора в том, что они иногда слишком вольно обращаются с рангом внутривидовых таксонов: разновидности переводят в формы (и наоборот) без соблюдения требуемых номенклатурным кодексом формальностей. Однако теперь этот упрек, пожалуй, уже несвоевремен; дендрологам теперь предстоит не уточнять, где форма и где разновидность, а переводить всю внутривидовую систематику разводимых древесных пород на рельсы культиваров. Начатки этого есть уже и в ДК (сорта сирени).

Категория подвида в ДК не используется. Для культивируемых экзотов она имеет мало смысла: если мы тут различаем что-то мельче вида, то это будет культивар. Что же касается диких растений отечественной флоры, то подвид имеет значение главным образом пока мы говорим en gros о массе растений, находящихся в природе. Когда же речь заходит о конкретных растениях, введенных в культуру, то тут гораздо большее значение приобретает точное указание их происхождения: указание экотипа, климатипа, локальной популяции, семьи, клона, т. е. в конечном счете и здесь приходим опять же к культивару.

Что сообщать о каждом виде

О каждом виде в ДК приведены, помимо названия и синонимов, следующие сведения: морфологические признаки в обычном порядке ботанического описания, начиная с формы роста и размеров и кончая признаками семян; время цветения и плодоношения; формы, разновидности, сорта и гибриды; естественное распространение; использование в хозяйстве и зеленом строительстве; характеристика древесины; дата введения в культуру; поведение в культуре в различных точках СССР; способы размножения; болезни и борьба с ними.

Не все эти сведения даются одинаково подробно (или даются вообще) для всех видов. Видам, широко распространенным и находящим важное применение, уделяется больше места (например, *Quercus robur* — 5 страниц текста, *Juglans regia* — более 8 страниц), видам малоизвестным и малоиспользуемым — иногда всего лишь несколько строк. Чаще всего на 1 вид приходится от 1/3 до 1 страницы. Если какие-то моменты (способ размножения, строение древесины, использование) являются общими для всех видов рода они выносятся в родовую характеристику.

Однако нередко весьма подробные описания даются и не очень распространенным видам. Например, эвкалиптам, среди которых реальное значение для СССР имеют только несколько видов, посвящено 106 страниц. Разумеется, этот объемистый текст небесполезен, но его следовало бы издать отдельной книгой; для ДК

было бы вполне достаточно 1/5 этого объема. Слишком много, конечно, 8 страниц текста и для *Juglans regia*; такой объем тоже начинает уже приближаться к размерам специальной брошюры. Следовало бы сократить и объем текста, посвященного сомнительным видам. С другой стороны, нужно было уделить больше внимания эндемичным видам отечественной флоры, даже если они редки и не введены еще в культуру (в частности, видам *Calophaca, Daphne*).

Достаточно детально и конкретно описано поведение, в частности морозостойкость, видов в различных точках Союза. Но иногда сведения эти сопоставлены чисто механически, некритически. Например, про бук сказано (2 : 400), что он в Москве «достигает 5—6 м высоты», затем 20 строками ниже, что он «в Москве отмерзает выше уровня снега», и еще через 3 строки, что его «возможно успешно культивировать ... на восток до Москвы». Про грецкий орех сперва говорится, что его можно «как плодовое дерево разводить на север до линии Рига—Москва—Куйбышев» (2 : 241), но тут же отмечается, что в Белебее (т. е. почти на широте Куйбышева) орех ежегодно отмерзает под корень или до уровня снега. В действительности, конечно, рекомендация разводить грецкий орех как плодовую культуру в Москве не имеет серьезных оснований; разумную границу такой культуры вряд ли можно провести севернее Курска или в крайнем случае Орла. Столь же сомнительна и рекомендация расширить культуру настоящего каштана вплоть до Мичуринска.

Желая обогатить содержание ДК, редакция постаралась включить возможно больше описаний анатомического строения древесины. Однако эти описания крайне лапидарны, мало связаны с основным содержанием труда, не иллюстрированы ни единым рисунком и в результате выглядят как инородное тело. Их лучше было бы издать отдельной книгой, расширив и снабдив иллюстрациями и библиографией, или же вынести в виде приложения в конец томов. Столь же рудиментарно выглядит в большинстве случаев и описание болезней и мер борьбы с ними. И этот раздел лучше было бы вынести целиком в отдельный справочник. Вместе с тем следовало бы расширить довольно скудную характеристику декоративных достоинств пород.

Рисунки и карты

ДК хорошо иллюстрированы штриховыми рисунками частей растений и картами ареалов. Всего в 7 томах 587 иллюстраций; среди них преобладают изображения растений. Один рисунок, как правило, содержит много отдельных фигур и часто занимает целую страницу. Качество большинства рисунков вполне удовлетворительное.

Выбор объектов для изображения всегда в значительной мере субъективен. Однако в любом случае мало смысла изображать детали не характерные, не отражающие специфических особенностей вида, не показывающие отличий одного вида от другого. Это требование соблюдено в ДК далеко не всегда. Например, в томе 5, на фигурах 37 и 38 изображены листья нескольких видов сиреней, практически неразличимые между собой. В томе 5 на фигурах 3—10 много изображений листьев, бутонов, тычинок и плодов эвкалиптов; при этом практически идентичные узколанцентные взрослые листья изображены для 15 видов; очевидно, вместо 15 можно было обойтись 1—2 изображениями. В томе 6 на фигуре 17 изображены *Sambucus racemosa*, *S. coreana* и *S. latipinna*, которые по рисункам почти не различаются; те же различия, которые можно заметить на рисунках (опушение черешка и оси соцветия, глубина пильчатости листьев), не соответствуют различиям, указываемым в тексте. В том же томе 6 на фигуре 20 изображены соцветия *Viburnum lentago* и *V. cassinoides*. По ключу эти виды должны различаться положением и строением соцветия, на рисунке же различий не видно.

Во всех томах, кроме первого, отсутствуют сведения о происхождении иллюстраций. Во 2—6 томах указано лишь, что рисунки исполнены О. П. Фитисенко. Это дает читателю повод думать, что все они оригинальны. Оригинальными их считает даже такой рецензент, как Б. В. Гроздов (1962), который должен был быть знаком с дендрологической литературой. Между тем стоит заглянуть в руководства Диппеля, Шнейдера, Крюсмана, во «Флору СССР» и т. д., как мы обнаружим, что большинство рисунков в ДК заимствованы. Например, в томе 3 фигуры 41 и 84 взяты, по крайней мере частично, из «Флоры СССР», в томе 4 фигура 21 — из «Флоры СССР» и «Монографии рода *Caragana*» В. Л. Комарова (1909 г.), в томе 5 рисунки сиреней и жимолостей — из Шнейдера и Редера, в томе 6 заимствованы рисунки *Buddleia*, *Catalpa*, *Lycium* и т. п. В заимствовании греха нет, но дать ссылки на первоисточники рисунков было необходимо. Более того, было бы желательно привести еще и дополнительные ссылки на рисунки, имеющиеся в других изданиях, как это сделано у Редера или Крюсмана.

Горячего одобрения заслуживает стремление редакции ДК поместить побольше карт ареалов. Правильно выбрана основа для них, достаточно единообразная и не слишком мелкомасштабная. При составлении карт ареалов, конечно, неизбежны и компиляция, и приблизительность, и прямое заимствование. Но компиляция и заимствование должны быть достаточно критическими; нельзя перейти известного предела. Должно быть указано, составлена ли карта заново или заимствована. В первом томе такие указания есть, потом они исчезли. Однако легко обнаружить, что много карт заимствовано у Шмукера (Schmucker, 1942); карты же

Шмукера в большинстве своем весьма поверхностная компиляция, мало удовлетворительная даже для уровня 1942 года. В результате заимствования из ненадежных источников или неточной компиляции во многих картах ДК есть существенные дефекты. Так, ареал *Lonicera xylosteum* (6 : 271) на карте захватывает всю нижнюю Волгу, весь степной и пустынный Казахстан и почти всю Среднюю Азию, кроме Туркмении и Каракалпакии, тогда как в действительности этот вид отсутствует уже в Волгоградской области и вовсе неизвестен из Казахстана. Ареал *Lonicera alberti* (6 : 230) целиком помещен в пределы южной Туркмении; заглянув же во «Флору СССР», легко можно было узнать, что ареал этого вида простирается от Алайской долины на восток, а в Туркмению не заходит вовсе. Ареал *Amelanchier asiatica* (3 : 76) показан захватывающим южное Приморье и южные Курилы, на самом деле этого вида нет в пределах СССР. Если верить карте ДК (4 : 723), ареал *Tilia cordata* занимает всю Прикаспийскую низменность вплоть до Эмбы и без перерыва переходит на Кавказ. Между тем давно известно, что липы нет к юго-востоку от нижнего Дона и Волгограда. Уже у Кёппена в 1888 г. южная граница ее намечена гораздо ближе к истине, чем на карте ДК в 1958 г.

Жаль, что в ДК нет фенологических карт.

Редактирование и издательское оформление

Уже из предыдущих разделов обзора вытекает ряд замечаний относительно редактирования ДК. Резюмируем их вкратце: 1) можно было значительно сократить набор видов за счет тех, которые не относятся к сфере интересов и компетенции дендролога; 2) сократить излишне растянутые описания; 3) опустить рисунки, не отражающие характерных особенностей видов, и ненадежные карты ареалов; 4) вынести в приложение или в отдельный справочник подробности о распознавании болезней и вредителей и о борьбе с ними; 5) так же поступить со сведениями об анатомии и механических свойствах древесин; 6) дать необходимые ссылки на литературу в тексте и в подписях к рисункам.

Библиографический аппарат ДК не только недостаточно развит, но и оставляет желать лучшего в смысле оформления. Имеющиеся в тексте ссылки часто не ведут читателя ни к какому источнику. Так, например, в томе 2, на стр. 23 есть ссылка на Гинценбурга, на стр. 88 — на Николаева, на стр. 360 — на Дворяковского, в томе 4, на стр. 619 — на Адрашовского, в томе 5, на стр. 443 — на Вехова; в списках же литературы соответствующие работы отсутствуют. Для книг не указываются места издания, для журнальных статей — страницы (а иногда даже и номер тома). В списке литературы 5-го тома, например, приводится работа «Verdcourt B., *Cornaceae*, 1958». Где издана эта работа, каков ее диапазон, читатель может только гадать; вряд ли он догадается, что это обработка семейства для «Флоры тропической Восточной Африки» (Flora of Tropical East Africa, ed. by W. B. Turril and E. Milne-Redhead, London). Кстати, эта работа неизвестно зачем приведена, в ней всего 2 страницы и описан 1 вид; в ДК этот вид не фигурирует. В списке литературы этого же 5-го тома указывается «Садово-парковое хозяйство. 1947». Что это: журнал, книга, сборник, где и кем это издано — неизвестно. В 3, 4 и 5-м томах упоминается «L. Delis und G. Samuelsson. Die Pflanzenareale. 1929». Можно понять, что это книга, написанная двумя названными авторами. Между тем «Die Pflanzenareale» — коллективное издание, выходившее сериями и выпусками с 1926 по 1940 год (всего вышло 34 выпуска) под редакцией Ханнига и Винклера (E. Hannig und H. Winkler) и только «при участии» («unter Mitwirkung») Дильса и Самуэльсона. Во всех томах ДК в списках использованных периодических изданий указаны: «Советская ботаника с 1933 г.»; «Лесной журнал с 1837 г.»; «Gartenflora с 1852 г.». Читатель может понять, что эти журналы начали выходить в названные годы и продолжаются поныне. Между тем «Советская ботаника» не выходит с 1948 года, «Gartenflora» — с 1941 года, а в издании «Лесного журнала» были перерывы в 19 и 39 лет (1852—1870 и 1919—1957).

На подобных деталях не стоило бы останавливаться, если бы они не отражали недостаточного уровня библиографической культуры не только ДК, но и многих других наших изданий и издательств.[1]

Могло бы быть лучше и типографское оформление труда. Невнимательно сделана рубрикация: промежутки между разделами слишком велики и не всегда пропорциональны значению разделов. Недостаточно использованы различные типы шрифтов; более широкий ассортимент шрифтов, использование петита очень облегчили бы ориентацию в тексте книги и вместе с тем позволили бы значительно уплотнить текст. Удивляет очень плохое качество бумаги 3-го и особенно 6-го томов, а ведь это справочное издание, предназначенное для непрерывного пользования в течение по крайней мере 15—20 лет.

---

[1] Например, издательство Московского университета изымает из библиографических ссылок номера страниц, тогда как в ботанической литературе точные указания страниц стали применяться уже в XVIII веке.

Заключение

Итак, недостатков в ДК много, и недостатков довольно существенных. И все же появление этого труда надо безусловно оценивать как событие положительное. Такой труд был необходим; и его составители, и редактор С. Я. Соколов заслуживают благодарности за то, что они взялись за тяжелую задачу, за которую не мог и не хотел взяться никто другой. Пусть эта задача выполнена лишь в первом приближении. Но и это очень полезно и нужно. Теперь есть на чем основывать и «второе приближение», т. е. исправленное и дополненное соответственно выросшему объему знаний и опыта, переиздание всего труда. Рассмотрение предпосылок и перспектив переиздания ДК не входит, разумеется, в задачу настоящего обзора. Нельзя, однако, не заметить, что подготовка второго издания будет делом еще более сложным и трудоемким, нежели подготовка первого. Но, с другой стороны, в течение последних двух десятилетий у нас бурно развивалась сеть ботанических садов, в которых выросла целая армия дендрологов. Надо думать, эта армия достаточно созрела для того, чтобы взять на себя подготовку и осуществление второго издания ДК.

Хотелось бы выразить надежду, что второе издание не заставит ждать себя слишком долго.

ЛИТЕРАТУРА

Бородина Н. А. и Л. С. Плотникова. (1967). Рецензия на книгу: С. Я. Соколов и О. А. Связева. География древесных растений СССР. Бюлл. Главн. бот. сада АН СССР, 64 : 107—108. — Вольф Э. Л. (1915). Декоративные кустарники и деревья для садов и парков. — Вольф Э. Л. (1917). Наблюдения над морозостойкостью деревянистых растений. Тр. по прикл. бот., 10 : 11—156. — Вольф Э. Л. и И. В. Палибин. (1904). Определитель деревьев и кустарников Европейской России, Крыма и Кавказа. СПб. — Голицын С. В. и Н. П. Медведев. (1954). Волчеягодник Юлии. Бюлл. Главн. бот. сада АН СССР, 17 : 31—34. — Гроздов Б. В. (1962). Деревья и кустарники СССР, 1—6. Рецензия. Бот. журн., 47, № 12 : 1836—1838. — Кормилицын А. М. (1960). Деревья и кустарники арборетума Никитского ботанического сада. Тр. Никитск. бот. сада, 32 : 173—213. — Медведев Я. С. (1883). Деревья и кустарники Кавказа. — Овсянников В. Ф. (1925, 1930а, 1931). Лиственные породы. Изд. 1-е, 2-е и 3-е. — Овсянников В. Ф. (1930б, 1934). Хвойные породы. Изд. 1-е и 2-е. — Пахомова М. Г. (1958). Рецензия на обработку рода *Amygdalus* в «Деревьях и кустарниках СССР». Бот. журн., 43, 7 : 1049—1051. — Пеньковский В. М. (1901). Деревья и кустарники как разводимые, так и дикорастущие в Европейской России, на Кавказе и в Сибири, — 1—5. — Регель Э. Л. (1870—1883). Русская дендрология, 1—6. — Станков С. С. и В. И. Талиев. (1949, 1957). Определитель растений европейской части СССР. Изд. 1-е и 2-е. — Dippel L. (1889—1893). Handbuch der Laubholzkunde, 1—3. — Koch K. (1869—1873). Dendrologie, T. 1, 2 (Abt. 1—2). — Krüssmann G. (1960—1962). Handbuch der Laubgehölze. 1—2. — Rehder A. (1940). Manual of cultivated trees and shrubs. 2 ed. — Schmucker T. (1942). Die Baumarten der nördlich-gemässigten Zone und ihre Verbreitung. Silvae Orbis, 4. — Schneider C. K. (1906—1912). Illustriertes Handbuch der Laubholzkunde.

А. К. Скворцов.

Московский государственный университет.

(Получено 26 II 1971).

ОТ РЕДАКЦИИ

Публикуя критический обзор труда «Деревья и кустарники СССР», редакция «Ботанического журнала» считает необходимым подчеркнуть, что эта работа представляет значительный вклад в познание дендрофлоры Советского Союза. Ценность этого издания заключается прежде всего в том, что в нем обобщен опыт интродукции деревьев и кустарников в СССР, в том числе многочисленных экзотов. Что же касается таксономической части этого труда, то, хотя его авторы здесь следовали в основном «Флоре СССР», целый ряд обработок является вполне оригинальным.

Редакция «Ботанического журнала» считает, что публикация критического обзора А. К. Скворцова принесет большую пользу тому делу, которому коллектив его авторов посвятил многие годы своей жизни.

Публикация этого обзора была одобрена ныне покойным редактором издания «Деревья и кустарники СССР» С. Я. Соколовым, который был членом редколлегии «Ботанического журнала».

УДК 019.941 : 002.01 : 581.9 471.41+471.42+471.43+471.44)

А. Ф. Терехов. Определитель весенних и осенних растений Среднего Поволжья и Заволжья. 3-е издание, исправленное и дополненное. Куйбышевское книжное издательство, 1969, 464 стр., 100 рис. Тираж 8000 экз. Цена 1 р. 08 к.

V. I. MATVEYEV AND YU. KH. NOVOZHENIN.
A. F. TEREKHOV. A KEY FOR THE IDENTIFICATION OF VERNAL AND AUTUMNAL PLANTS IN THE MIDDLE VOLGA AND TRANS-VOLGA AREA. 3RD EDITION (1969)

В настоящее издание «Определителя» А. Ф. Терехова включено около 900 видов высших растений, цветущих или образующих споры весной или осенью в Куйбышевской области, Башкирии и Оренбургской области до Уральских гор, в Пензенской области до р. Суры, в Саратовской области до р. Б. Иргиза и в южных районах Татарии.

Книга написана с большим знанием дела, простым, доступным и в то же время строго научным языком. Рассчитана она на широкий круг читателей — специалистов, учащихся и любителей природы.

В настоящем издании заново переработаны такие семейства, как *Labiatae*, *Scrophulariaceae*, *Compositae*, *Boraginaceae*, *Umbelliferae* и некоторые другие.

Для каждого семейства приводятся сведения о числе содержащихся в них родов и видов, для каждого вида даны сведения о его распространении, для многих — данные о практическом значении.

В «Определитель» включены все основные культурные растения, возделываемые в пределах Среднего Поволжья и Заволжья.

Большой интерес представляют составленные автором вопросники, обращающие внимание читателя на биологические особенности определяемого вида. Книга хорошо иллюстрирована. В ней имеется 100 рисунков растений и 4 таблицы, помогающие разобраться в разнообразии листьев, соцветий и цветков. Для тех, кто слабо знаком с морфологией растений, дается специальный словарь важнейших ботанических терминов.

Однако книга не лишена некоторых недостатков. В разделе «От автора» (стр. 3) говорится следующее: «...мы отошли от системы Энглера, как дающей неправильное представление о развитии растительного мира. Наше расположение материала таково: сначала идут споровые и хвойные, потом двупокровные (раздельнолепестные и спайнолепестные), за ними однопокровные и, наконец, — однодольные». Едва ли есть необходимость в подобном региональном и популярном определителе излагать «свою» систему, отличную от уже существующих и тем более никак не аргументированную. По-видимому, было бы более целесообразно придерживаться какой-то одной из общепризнанных в настоящее время систем растительного мира. У А. Ф. Терехова названия «споровые», «голосеменные», «двудольные» и «однодольные» набраны одинаковым шрифтом и делят книгу на четыре раздела. Между тем известно, что «споровые» — это вообще не таксон, голосеменные — таксон ранга типа, а двудольные и однодольные — классы типа покрытосеменных.

На стр. 8 имеется «таблица для определения семейств растений, цветущих или образующих споры весной и осенью». Из заголовка не совсем ясно, о каких растениях идет речь. Строго говоря, споры в весеннее или осеннее время образуют многие грибы, мхи, лишайники, зеленые водоросли и т. д. Однако из всех растений, образующих споры, в определитель включены лишь некоторые представители сем. *Equisetaceae*.

В «Определитель» совершенно не вошел ряд высших растений, цветущих или образующих споры в весеннее или осеннее время, «новых» и редких для территории Куйбышевской области. Между тем, по словам самого автора, «интерес к редким видам у начинающих ботаников (для которых в первую очередь и написана настоящая книга) не только не ниже, но и значительно выше, чем к видам обычным и повсеместным. Часто именно через желание найти и загербаризировать редкие виды вырабатывается из любителя знаток окружающей флоры и растительности». Сведения о нахождении и распространении этих растений опубликованы в работах ряда Куйбышевских ботаников как в местной, так и в центральной печати (Владимиров, 1956; Матвеев, 1959, 1961, 1962, 1964а, б и др.; Кривошеева, 1965; Евдокимов и др., 1968).

Ниже приводим перечень видов растений, цветущих или образующих споры весной или осенью, произрастающих на территории Куйбышевской области, но не вошедших в определитель.

1. *Atriplex verrucifera* M. B.
2. *Callitriche hermaphroditica* L.
3. *C. palustris* L.
4. *C. polymorpha* Loennr.
5. *Ceratophyllum tanaiticum* Sapjeg.
6. *Chondrilla graminea* M. B.
7. *Cyclachena xanthifolia* (Nutt.) Fresen.
8. *Elodea canadensis* Rich.
9. *Euclidium syriacum* (L.) R. Br.
10. *Erysimum repandum* L.
11. *E. leucanthemum* (Steph.) B. Fedtsch.
12. *Euphorbia undulata* M. B.

13. *Helianthemum nummularium* (L.) Mill.
14. *H. rupifragum* A. Kerner
15. *Lemna minor* L.
16. *Lepidium apetalum* Willd.
17. *Najas marina* L.
18. *Nymphaea tetragona* Georgi.
19. *Petrosimonia triandra* (Pall.) Simonk.
20. *Potentilla arenaria* Borkh.
21. *Plantago tenuiflora* Waldst. et Kit.
22. *Ranunculus eradicatus* (Laest.) Johans.
23. *R. lateriflorus* DC.
24. *R. polyphyllus* Waldst. et Kit. ex Willd.
25. *R. divaricatus* Schrank
26. *Salvinia natans* (L.) All.
27. *Solanum rostratum* Dun.
28. *Triglochin palustris* L.
29. *T. maritima* L.
30. *Thlaspi perfoliatum* L.

Для удобства пользования книгой было бы целесообразно в таблице для определения семейств рядом с названием семейства указывать не его порядковый номер, а страницу, где это семейство помещено.

Едва ли правильно, как это неоднократно делает автор, цветок называть «цветами» (стр. 47, 49, 67, 79 и т. д.).

Несмотря на отдельные недостатки, выход в свет очередного издания этой крайне необходимой и полезной книги следует всячески приветствовать. Прошлое издание, опубликованное еще в 1948 году, давно стало библиографической редкостью.

Очень жаль, что тираж книги весьма невелик — всего 8000 экз., что крайне мало для огромной, густонаселенной территории Среднего Поволжья и Заволжья.

ЛИТЕРАТУРА

Владимиров И. Ф. (1956). О произрастании карантийных сорняков в Среднем Поволжье. Бот. сборник работ Куйбышевск. отделения ВБО. — Евдокимов Л. А., В. И. Матвеев, Ю. Х. Новоженин. (1968). Рецензия. П. Ф. Маевский. Флора средней полосы европейской части СССР. Бот. журн., 53, 3. — Кривошеева М. Г. (1965). Новые данные о флоре Куйбышевской области. Уч. зап. Куйбышевск. пед. инст., 47. — Матвеев В. И. (1959). Материалы о флоре водоемов долины р. Самары. Уч. зап. Куйбышевск. пед. инст., 23. — Матвеев В. И. (1961). Гидатофиты Куйбышевской области. Уч. зап. Куйбышевск. пед. инст., 35. — Матвеев В. И. (1962). Новое местонахождение кувшинки четырехгранной в европейской части СССР. Бот. журн., 47, 7. — Матвеев В. И. (1964). О новых и редких растениях флоры водоемов Куйбышевской области. Научн. доклады высш. школы, 1. — Матвеев В. И. (1964б). Водные растения Куйбышевской области. — Матвеев В. И. (1969а). *Lepidium apetalum* Willd. в Куйбышевской области. Бот. журн., 54, 1. — Матвеев В. И. (1969б). Флора водоемов Средней Волги и ее притоков. Уч. зап. Куйбышевск. пед. инст., 68. — Матвеев В. И., Л. А. Евдокимов, А. М. Зотов. (1969). О новых видах адвентивных растений для Куйбышевской области. Научн. доклады высш. школы, 1. — Матвеев В. И., Т. И. Плаксина. (1966). О новых видах растений для Куйбышевской области. Бот. журн., 51, 9.

В. И. Матвеев и *Ю. Х. Новоженин.*

Куйбышевский педагогический институт.

(Получено 20 IV 1970).

УДК 019.941(520)05 : 581.331.2

Japanese journal of palynology. Palynological society of Japan. Faculty of Science. Shizuoka University. Shizuoka, Japan, 1969, n° 4, p. 1—18. (Jap. J. Palyn.).

(Японский палинологический журнал. Палинологическое общество Японии. Факультет наук университета Шизуока, 1969, № 4 : 1—18)

L. A. KUPRIANOVA. JAPANESE JOURNAL OF PALYNOLOGY. 1969 No. 4

Японское палинологическое общество, организованное при Шизуокском университете, начало издавать специальный палинологический журнал. Его четвертый выпуск за 1969 г. дошел до нас. Это тетрадка в желтой обложке, форматом в четверть листа, содержащая 18 страниц. Журнал издается на японском языке и содержит на четвертой странице обложки перечень статей и заметок на английском языке. Сведений о периодичности издания нет; можно, однако, полагать, что издается четыре выпуска в год. В номере помещены три статьи и две заметки (без перевода на английский язык названий последних).

Статья Т. Кавасаки (T. Kavasaki) и Т. Курамото (T. Kuramoto) «Эмбриологические и морфологические исследования спор и их значение. А. Специальное рассмотрение *Polystichum tripteron* Presl.». Эта работа занимает 5 страниц. В статье

имеется резюме на английском языке, перечень источников (19 названий) и 27 хороших репродукций микрофотографий.

Вторая статья (стр. 8—10) — «О пыльцевом анализе глин Канто» — принадлежит С. Таири (S. Tajiri). О содержании ее можно судить лишь по заглавию. Третья, методическая, статья (стр. 11—16) «Изучение размеров зерен современной и ископаемой пыльцы в связи с их химической обработкой», автор Т. Ямано (T. Jamanoi). Она снабжена восемью графиками в тексте и перечнем источников (19 названий).

При заглавиях статей указаны названия учреждений, в которых работают их авторы.

Таково содержание дошедшего до нас номера нового палинологического журнала.

Л. А. Куприянова.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 24 XII 1971).

УДК 019.941(045)633/635 : 581.524.44)

М. В. Марков. Агрофитоценоз и процесс его становления. (К вопросу о филоагроценогенезе). В кн.: Теоретические вопросы фитоценологии и биогеоценологии. Тр. Моск. общ. испыт. прир., XXXVIII : 108—116

B. M. MIRKIN. *M. V. MARKOV.* AGROPHYTOCOENOSIS AND THE PROCESS OF ITS ESTABLISHMENT (ON THE PROBLEM OF PHYLOAGROCOENOGENESIS). IN THE BOOK: THEORETICAL PROBLEMS OF PHYTOCOENOLOGY AND BIOGEOCOENOLOGY

В очередном выпуске трудов Московского общества испытателей природы опубликована статья М. В. Маркова, посвященная проблемам исторического развития пашенной растительности. Несмотря на небольшой объем статьи, в ней содержится ряд достаточно новых и оригинальных для геоботаники положений, которые развивают наши представления о фитоценотическом аспекте анализа посевов культурных растений. Вместе с тем в работе есть ряд положений, представляющихся дискуссионными, что и побудило меня написать эту рецензию и тем самым привлечь к обсуждаемым вопросам внимание широких кругов геоботаников.

Сразу замечу, что не вполне удачным представляется заголовок статьи, так как процесс становления фитоценоза и филоценогенез обычно рассматривают как различные категории. В первом случае принято говорить об «онтогенетическом» процессе развития конкретного фитоценоза (сингенетические—эндоэкогенетические смены), а во втором — о процессах эволюции целого типа растительности.

В начале статьи М. В. Марков подчеркивает, что пашенные сообщества — это закономерные сочетания видов культурных и сорных растений и микроорганизмов, называемые агрофитоценозами, которые в свою очередь являются частями агробиоценоза и агробиогеоценоза. Далее, совершенно правильно подчеркнув фитоценотическую природу отношений культурных растений и сорных компонентов на пашне, Марков переходит к обсуждению степени взаимообусловленности компонентов пашенного сообщества. Он пишет: «В отношении сживания агрофитоценозы далеко опережают луговые фитоценозы, в связи с чем последние отличаются меньшей выравненностью как в отношении видового состава, так и в отношении структуры» (стр. 109). Это объясняется тем, что отношения в агрофитоценозе оформлялись в течение «громадного промежутка времени», начиная с мезолита. И далее: «такой возраст, какой имеют современные взаимоотношения между компонентами агрофитоценозов, имеют лишь немногие известные в настоящее время естественные фитоценозы» (там же).

Заслугой автора является установление мезолитового возраста пашенной растительности; однако если говорить о возрасте взаимоотношений компонентов пашенной растительности, история которой измеряется менее чем двумя десятками тысяч лет, то по сравнению с взаимоотношениями в диких сообществах этот возраст — младенческий. Взаимоотношения между компонентами естественных сообществ цветковых растений формировались еще в меловой период, т. е. миллионы лет назад. А. Л. Тахтаджян (1970) подчеркивает, что именно распространение цветковых растений многоярусными фитоценозами обеспечило их победу над голосеменными.

Если же говорить о возрасте конкретных фитоценозов, то здесь мы сталкиваемся с еще более разительным отличием от естественной растительности. Сообщества посевов однолетних растений живут один год и каждый раз создаются человеком заново. Сорная синузия, которая сопряжена с почвой (Станцевичус, 1964; Калинина, 1970), имеет больший возраст, так как в качестве «реликта»

переходит из одного сообщества в другое. Однако и ее возраст, насчитывающий на старопахотных участках сотни лет, не идет в сравнение с возрастом сохранившихся целинных естественных степей или лугов. Мезолитовым возрастом обладает лишь сорная флора, и, видимо, есть основание говорить, что из двух составляющих процесса филоценогенеза (флорогенеза и селектогенеза) в филоагроценогенезе преобладает первый. Иными словами, в эволюции пашенной растительности как целого процесс выработки новых видов играл несравненно бо́льшую роль, чем отбор их сочетаний. Виды сорняков формировались более или менее независимо и потому их сочетание на любом конкретном участке пашни более случайно, чем сочетание видов в хорошо выработанном сообществе остепненного луга или дубового леса.

«Выравненность агрофитоценозов в отношении видового состава и структуры», если сопоставлять эти признаки с естественными сообществами, может быть оценена выше только при статичном восприятии объектов. Вызываемое человеком регулярное распределение культурного доминанта существует всего один вегетационный сезон и сопровождается более или менее случайным и контагиозным распределением сорных спутников доминанта.

Все сказанное вовсе не исключает возможности формирования стенокультурных сорняков, подобных специализированным засорителям льна или озимой ржи. Но таких специализированных форм мало по сравнению с основной массой сорных видов — антропохоров, засоряющих не конкретный посев, а почву. Их сопряженность с культурными доминантами бывает весьма слабой и чаще всего опосредствованно отражает систему обработки почвы (Денисова и др., 1970; Миркин, Ханов, 1970).

Марков совершенно верно определяет систему обработки почвы как ведущий фактор филоагроценогенеза. Им выделяется пять этапов «в становлении агрофитоценозов и их компонентов»: заостренная палка, мотыга (этапы мотыжного земледелия), деревянный плуг, железный плуг на конской тяге, железный плуг на машинной тяге (плужное земледелие). Далее на этом фоне рассматривается процесс выработки флоры антропохоров (вначале однолетних, потом многолетних) и характер биоценотических отношений. В целом интересная таблица представляется вместе с тем слишком схематичной и неполной. Возникновение антропохоров-многолетников, к примеру, связывается только с периодом железного плуга. Однако вполне возможно допустить, что и на более ранних стадиях уже сформировалась группа многолетников, которые, будучи выходцами из естественной растительности, но обладая слабыми конкурентными способностями, предпочли условия пашни. Утверждение о наличии «биоценотических отношений, свойственных естественным фитоценозам» на стадии мотыжного земледелия, также вызывает сомнение. Уж если человек нарушил естественный биоценоз и ввел в него новый компонент, то характер взаимоотношений изменился. и можно априори утверждать, что это привело к понижению уровня замкнутости системы и появлению эксплерентов, предвестников будущих антропохоров.

Наконец, в схеме отсутствует последний, химический этап земледелия, когда на отдельных участках удалось достичь освобождения посевов от сорных видов или резкого сокращения их численности (Tüxen, 1962). К шестому этапу — химическому — можно добавить седьмой — биологический, когда борьба с сорными растениями будет осуществляться через каналы межвидовых отношений растительных и животных компонентов агробиоценоза. Наконец, видимо, можно говорить и о восьмом этапе филоагроценогенеза, уводящем нас в будущее, представляющееся пока еще фантастикой. Человек, усовершенствовав систему пашенных сообществ, сделает многие из них многолетними, многоярусными, поличленными, устойчивыми, самовозобновляющимися, т. е. создаст такие биоценотические отношения, которые разрушил много тысяч лет назад, когда взял в руки заостренную палку.

В заключение мне хочется подчеркнуть, что написанная лидером казанской геоботанической школы и куратором проблемы «агрофитоценология» статья — не рядовое явление в геоботанике. Впервые поставлен вопрос о процессе филоагроценогенеза, намечены его наиболее общие закономерности. Я высказал замечания в порядке постановки вопроса и лишь с единственной целью содействовать развитию агрофитоценологии — науки с колоссальными перспективами.

ЛИТЕРАТУРА

Денисова А. В., Б. М. Миркин, Ф. М. Ханов. (1970). Анализ причин ассоциирования сорных компонентов агрофитоценоза методом межвидовых сопряженностей. Бот. журн., 55, 8. — Калинина А. В. (1970). Естественные и искусственные фитоценозы. Тр. Моск. общ. испыт. прир., XXXVIII. — Миркин Б. М., Ф. М. Ханов. (1970). Проблема классификации агрофитоценозов. Тр. Моск. общ. испыт. прир., XXXVIII. — Станцевичус А. С. (1964). Посевы как объект геоботаники. В кн.: Изучение растительности острова Сааремаа. — Тахтаджян А. Л. (1970). Происхождение и расселение цветковых растений. — Tüxen R. (1962). Gedanken zur Zerstörung der mitteleuropäischen Ackerbiozoenozen. Mitteil. floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft, N. F., 9. Stolzenau/Neser.

Б. М. Миркин.

Башкирский государственный университет,
г. Уфа.

(Получено 3 XI 1970).

УДК 019.941 : 002.01 : 582.852

C. Backeberg. Das Kakteenlexikon. Gustav Fischer Verlag, Jena, 1966, s. 741 (К. Бакеберг. Кактусы. Словарь)

R. A. UDALOVA. *K. BAKEBERG.* KAKTUSEN. WÖRTERBUCH. (1966)

Рецензируемая книга Курта Бакеберга, известного специалиста по сем. *Cactaceae*, представляет собой переработанную шеститомную монографию того же автора (C. Backeberg. *Die Cactaceae*. 1—6, Jena, 1958—1962). Цель книги, как пишет автор во введении, — помочь ботаникам и садоводам быстро найти нужный им вид и сведения о нем. В Словаре 464 страницы текста, 468 черно-белых и цветных фотографий и 18 карт ареалов. В книге 5 разделов: 1) о принципах выделения таксонов; 2) о культуре кактусов; 3) ключи для определения таксонов; 4) описания родов, видов и разновидностей; 5) данные о распространении кактусов и карты ареалов крупных таксонов; иллюстрации.

Систематика *Cactaceae* сложна и запутанна. Сложность заключается, в частности, в огромной синонимике, поскольку многие виды установлены в ботанических садах, а также на основе крупных частных коллекций. Часто один и тот же вид описывался под разными названиями. Это объясняется, в частности, тем, что мода на кактусы, взгляд на них как на диковинки природы, побуждала торговые фирмы к погоне за все новыми и новыми названиями. Трудности, с которыми сталкивается систематик, специалист по кактусам, обусловлены также отсутствием гербарного материала и большой изменчивостью в природе многих видов кактусов. Объем сем. *Cactaceae* до настоящего времени не установлен. За последние 10—20 лет найдено много новых видов, часть которых описана. Разными авторами по-разному понимается и объем рода; число родов еще не установлено. Шуман (Schumann, 1903) приводит описания 20 родов, Брайтон и Роз (Britton a. Rose, 1919—1923) указывает 121 род, Хант (Hunt, 1967) — 84 рода. Со времени появления работы Шумана выделено много новых родов, из них свыше 58 — Бакебергом. В рецензируемом справочнике приводятся описания 233 родов.

В первой небольшой главе «Словаря» автор указывает, что описания кактусов в настоящее время невозможны без классификации, охватывающей все семейство, а создание ее в свою очередь требует решения вопроса о крупных и мелких родах. Бакеберг отмечает две попытки классификации этого семейства: 1) на основе его филогении; 2) путем разделения крупных родов на более мелкие на основе признаков генеративных органов (в частности, исходя из степени редукции цветочного побега). Он считает, что изучение филогении еще не дало необходимых для классификации сем *Cactaceae* сведений и едва ли даст их в ближайшем будущем. Бакеберг ратует за тщательную обработку таксонов и выделение из крупных родов более мелких, а также призывает изучать естественные видовые комплексы, что позволит правильно понять внутривидовую изменчивость.

В своей классификации автор широко использует данные ботанической географии. Так, при выделении таксонов кроме основных признаков — особенностей генеративных органов — он учитывает географическое распространение кактусов, в частности, наличие двух больших групп — северной и южной. Особенно отчетливо это проявляется в трибе *Cereeae* Britt. et Rose. Он делит ее на две полутрибы — *Austrocereeae* Backeb. (южная группа цереусовых; ее представители имеют цветочную трубку с колючками) и *Boreocereeae* Backeb. (северная группа с цветочной трубкой без колючек).

Во второй главе речь идет о современных требованиях при выращивании кактусов (применение пластмассовых горшков, новых смесей земли, подвоев и т. д.).

В третьей главе даны ключи для определения таксонов. Система Бакеберга, разработанная им наиболее полно в монографии по кактусам (Backeberg, 1958—1962 гг.), приводится здесь почти без изменения. С классификацией кактусов, предложенной Бакебергом, не всегда можно согласиться. Так, в подсем. *Cereoideae* эпифитная группа кактусов (*Rhipsalidinae*, *Phyllocactinae*, *Hylocereinae*) приводится автором в начале подсемейства. Однако наши наблюдения за развитием проростков этих кактусов говорят о том, что это более высоко организованная группа. Поэтому можно скорее согласиться с точкой зрения Брайтона и Роза (1919—1923), Буксбаума (Buxbaum, 1951—1955) и Ханта (1967) на эту группу.

Большой интерес представляет глава о географическом распространении кактусов. В «Словаре» приводятся карты ареалов крупных таксонов. Автор отмечает, что до сих пор ареалы кактусов не изучали с должным вниманием, хотя этот метод может дать много ценного при решении филогенетических вопросов. Бакеберг отмечает бицентрическое распространение представителей всех трех подсемейств *Cactaceae*; два главных центра находятся на севере и юге Американского континента. Эти два больших ареала пересекаются в области экватора вследствие значительного проникновения северной группы в Южную Америку. Автор, анализируя ареалы, приходит к выводу, что Амазонская низменность, разъединяющая в настоящее время северную и южную группы *Cactaceae*, в прошлом представляла большую область распространения кактусов.

Самая большая часть Словаря (404 страницы) посвящена описанию родов и около 3000 видов (кроме того, описаны многочисленные разновидности). Все названия даны на латинском языке и расположены в порядке алфавита. Для родов указаны характерные отличительные признаки, родина, географическое распространение, объем, краткие сведения о культуре. Синонимика видов не приводится, за немногими исключениями, когда тот или иной вид Бакеберг переносит в другой род. После латинского названия рода в круглых скобках указано число, соответствующее положению данного рода в системе. В описаниях видов, кроме морфологической характеристики и географического распространения, приводятся также краткие сведения об условиях обитания (высота над уровнем моря, почвы и т. д.). В отдельных случаях обсуждаются спорные вопросы таксономии.

Рецензируемый «Словарь» — компактная и удобная в практической работе книга. Ценно то, что в нем приведены названия и описания новых таксонов кактусов, найденных в последние годы. Следует отметить также прекрасные цветные и черно-белые фотографии, занимающие значительную часть книги — 252 страницы.

ЛИТЕРАТУРА

Britton N. L. a. J. N. Rose. (1919—1923). The *Cactaceae*. 1—4. — Buxbaum F. (1951—1955). Morphology of Cacti. 1—3. — Hunt D. R. (1967). *Cactaceae*. In J. Hutchinson. The Genera of flowering Plants. II. — Schumann K. (1903). Gesamtbeschreibung der Kakteen.

Р. А. Удалова.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 7 XII 1970).

УДК 019. 941 : 002.01 : 582.001.4 (93/94+95+96)

I. K. Ferguson. Index to Australasian taxonomic literature for 1968. Utrecht, International Bureau for Plant Taxonomy and Nomenclature, 1970, 62 p. (**И. К. Фергюсон.** Указатель австралазийской таксономической литературы за 1968 г.)

D. V. LEBEDEV. (A REVIEW)

Международное бюро таксономии и номенклатуры растений предприняло издание нового библиографического ежегодника, регистрирующего литературу по систематике сосудистых растений Австралазии и Полинезии, а также новые названия таксонов, опубликованные в учтенных работах. За образец составитель этой библиографии (сотрудник Гербария в Кью) взял «Указатель европейской таксономической литературы», издаваемый с 1965 г. и поэтому хорошо известный ботаникам.[1] Естественно, что новое издание обладает и достоинствами своего прототипа, и его некоторыми недостатками.

Прежде всего из предисловия к книге трудно определить точные границы территории, охватываемой указателем. В нем сказано, что в границы ареала библиографии входят Австралия, Новая Зеландия, Новая Гвинея и острова Тихого океана, расположенные от 135° з. д. до 105° (!) в. д. и к югу от тропика Рака. Дальше объясняется, что в число последних включаются Микронезия, Гавайские острова и о. Пасхи, но из них исключаются Галапагосские острова, о. Хуан-Фернандеа и острова, примыкающие к восточному побережью Азии. Но о. Пасхи расположен значительно восточнее 135° з. д., а вместо 105° в. д. явно должно было быть напечатано 150° в. д.! По-видимому, гораздо проще было бы поместить в книге небольшую схематическую карту и на ней совершенно точно обозначить границы, которые описаны столь туманно. Это тем более важно, что само понятие «Австралазия», вынесенное в заглавие, весьма неопределенно; во всяком случае оно охватывает и Малайский архипелаг, и Филиппины, т. е. районы, лежащие за пределами области, охваченной рецензируемой библиографией.

Почти вся литература просмотрена автором в фондах библиотеки в Кью и дополнительно — в Британском музее естественной истории. Библиографические описания достаточно полные и в необходимых случаях снабжены краткими аннотациями (указания на иллюстрации, на карты ареалов и др.). Для указателя отбирались работы, содержащие сведения по таксономии (включая цито- и хемотаксономию), номенклатуре, географическому распространению, биологии размножения, экологии и цитогенетике сосудистых растений Австралазии и Полинезии. Кроме того, брались некоторые работы, посвященные культуре растений этой территории, выращиваемые за ее пределами.

[1] См. рецензию: Ботанический журнал, 1967, т. 52, № 12 : 1804—1806.

Схема расположения материала довольно простая и ясная. Сначала помещаются описания работ общего характера, затем биографические материалы, посвященные исследователям данной территории(в алфавите их фамилий), далее идет литература о ботанических учреждениях и, наконец, описания флор и флористических исследований (по географическим районам: территория в целом, Антарктика, Австралия в целом и ее штаты, Фиджи, Гавайи, Меланезия, Микронезия, Новая Каледония, Новая Гвинея, Новая Зеландия, Соломоновы острова). Далее идет собственно таксономический раздел указателя, состоящий из трех частей: *Pteridophyta*, *Gymeospermae*, *Angiospermae*. В каждом из них материал расположен в алфавитном порядке — сначала семейств, потом (в пределах семейства) — родов. Когда в той или иной статье описываются новые таксоны, составитель приводит их названия, сопровождаемые стандартной библиографической цитатой. Кроме того, автор дает свою оценку действительности и законности описания.

В конце книги помещен перечень сокращений названий тех периодических или серийных изданий, в которых опубликованы работы, включенные в указатель.

К сожалению, в библиографии отсутствует вспомогательный авторский указатель. Он занял бы очень немного места, но был бы весьма полезен.

Флора Австралазии и Полинезии до сих пор никогда не была в сфере внимания наших ботаников, ей специально посвящены немногочисленные публикации. В данной библиографии учтена лишь одна советская работа — статья В. А. Поддубной-Арнольди о сравнительной эмбриологии *Orchidaceae*. Тем не менее указатель этот заинтересует многих; первый его выпуск и все последующие несомненно будут тщательно штудироваться в наших библиотеках.

Д. В. Лебедев.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 8 II 1971).

МЕЖДУНАРОДНЫЕ КОНГРЕССЫ

УДК (100) 58 (063)

СТРУКТУРНАЯ БОТАНИКА НА XI МЕЖДУНАРОДНОМ БОТАНИЧЕСКОМ КОНГРЕССЕ

(24 августа—2 сентября 1969 г., г. Сиэтл, США)

B. G. MATIYENKO. STRUCTURAL BOTANY AT THE XI-TH INTERNATIONAL BOTANICAL CONGRESS HELD IN SEATTLE, U. S. A., ON AUGUST 24-SEPTEMBER 2, 1969

Проблемы анатомии, цитологии и эмбриологии растений обсуждались на заседаниях XI Международного ботанического конгресса, посвященных структуре и ультраструктуре клеточных органелл (пластиды, митохондрии, аппарат Гольджи), тканей, генеративных и вегетативных органов. Эти вопросы рассматривались и на других заседаниях в тех случаях, когда данные микроскопических исследований привлекались для решения задач систематики, генетики, палеоботаники и растениеводства. Всего было заслушано и опубликовано в трудах XI конгресса около 150 сообщений по структурной ботанике.

Среди докладов можно выделить следующие направления: изучение молекулярной организации мембран органелл растительной клетки; идентификация различных состояний ультраструктур органелл и их групп; изучение изменений ультраструктуры пластид в онтогенезе под влиянием различных факторов; субмикроскопическое строение и биосинтез веществ клеточной оболочки; морфологические и функциональные характеристики клеток различных тканей на субмикроскопическом уровне; исследования по анатомии древесины, листа, стебля, цветка, плода и семян с использованием (в отдельных случаях) данных анатомии для выяснения природы органов и их частей; изучение микро- и мегоспорогенеза на ультраструктурном уровне; использование данных по анатомии и ультраструктуре для целей систематики; применение новых методов исследования.

Общие вопросы

Исследования по анатомии и цитологии с помощью светового и электронного микроскопов прямо или косвенно способствуют не только развитию этих наук, но и решению ряда вопросов эволюционной теории и филогении, таких как вопрос о конвергентном (параллельном) развитии структур и ультраструктур, проблема главных направлений эволюции, вопрос о неспецифичности реакции клеток на внешние воздействия и др. Так, в докладе И. Андре (I. André) о митохондриях было показано, что их морфология весьма сходна у одних и тех же тканей различных видов растений. Специализация митохондрий наблюдается преимущественно в пределах того или иного типа ткани и в различных клетках одной ткани. В другом сообщении (W. G. Whaley) отмечено, что специализация аппарата Гольджи более выражена у различных типов тканей и превышает их различия у разных видов. На примере кристаллоносных и сократительных вакуолей (H. J. Arnott) показано конвергентное развитие вакуолярного аппарата низших и высших растений. Функциональное сходство отдельных типов тканей растений и животных выявлено в работе Кайзера (H. E. Kaiser). В нашем сообщении (Б. Т. Матиенко), посвященном сравнительной анатомии околоплодника тыквенных, отмечено, что гистологическая зональность перикарпия варьирует в пределах определенных анатомических (карпогистологических) типов, которые связаны с частными приспособлениями органа или растения. Следовательно, анатомическая организация околоплодника показывает существование идиоадаптивного пути в эволюции растений. Положение о неспецифичности реакции клеток на внешние воздействия дано в одной из работ (A. Poljakoff-Mayber, I. Nir). Ультраструктурные изменения, обусловленные водным дефицитом (water stress), напоминали изменения, происходящие под влиянием других факторов. При старении хлоропластов

(E. W. Simon, R. D. Bulter, S. R. Draper, C. Eilam) отмечено возрастание количества и размеров осмиофильных глобул, как и в других случаях, когда изменения вызывались не старением, а инфекцией или недостаточным питанием. Явление гравиморфизма было показано на примере распределения органелл у спор мха *Funaria*. Обсуждались также вопросы филогении голосеменных и покрытосеменных с учетом данных анатомии (S. Carlquist, C. B. Beck, A. Frey-Wyssling).

Молекулярная организация мембран

В настоящее время изучение молекулярной организации мембран проводится главным образом с применением физических методов обработки материала. При помощи техники замораживания—травления Мюлеталер (K. Mühlethaler) показал, что биологические мембраны включают различное число частиц (субъединиц) размером от 60 до 150 Å. Сложность интерпретации картин при применении этой методики связана с тем, что очень трудно определить, на какой поверхности (внутренней или внешней) лежат эти частицы, так как образуются разломы или расщепленные мембраны. Изучая эти разломы, Мюлеталер показал на схемах размещение частиц и их поведение при раскалывании мембран. Интересные данные содержались в сообщении Брэнтона (D. Branton). Он отметил, что плоскости раскалывания мембран после замораживания—травления (freeze—etching) определяются липидами. Изменения состава липидов ведут к перестройкам структуры мембран; изменения в белковом компоненте вызывают более крупные изменения архитектуры мембран. Молекулярная организация биологических и искусственных мембран была описана в другом сообщении Брэнтона с сотрудниками (D. Branton, P. Pinto de Silva).

Идентификация различных состояний ультраструктур в отдельных органоидах и функциональных группах органелл

Отдельные сообщения касались природы, роли и поведения микротрубочек. Применяя негативное контрастирование, Бартон (R. Barton) показал, что у микротрубочек жгутиков сперматозоидов папоротника орляка стенка состоит из глобулярных субъединиц размером несколько меньше 40 Å; эти субъединицы образуют параллельные ряды, расположенные вдоль жгутика по спирали. Такие данные уже имеются в литературе. Как известно из опубликованных работ, нити ахроматинового веретена состоят также из микротрубочек. Оказалось, что нити ахроматинового веретена и веретена фрагмопласта представляют собой самостоятельные и независимые друг от друга микротубулярные образования (L. V. Olah, L. Hanzely). Предполагается, что микротубулярные элементы этих веретен не идентичны как по химическому составу, так и по архитектуре. Появляется все больше данных о наличии в цитоплазме включений запасного белка. Молленхауер (H. H. Mollenhauer) считает их хранилищами метаболически неактивного белка с примесью липидов и некоторых энзимов. Они образуются в то время, когда тяжи цитоплазмы разделяют вакуоль на части. Полагают (J. W. Dieckert, U. Khoo, M. J. Wolf), что в образовании алейроновых зерен могут быть три этапа: а) белковые включения синтезируются в эндоплазматическом ретикулуме и переносятся к элементам аппарата Гольджи по его каналам; б) после концентрации в виде капель в структурах Гольджи белковые вещества переходят в алейроновые вакуоли посредством слияния мембран; в) зрелое алейроновое зерно возникает после полной дегидратации вакуоли; эти исследователи не обнаружили прямого участия пластид в образовании алейроновых зерен.

Получены новые данные о сходстве мембран оболочки ядра растительной и животной клеток (P. Sitte). Показано, что поры в оболочках ядра клеток корня лука обнаруживаются как после обработки дигитонином, так и без нее (L. Hanzely, L. V. Olah); при этом сохраняется электроннoплотное кольцо вокруг поры и ее субъединиц. Расстояние между порами у необработанных дигитонином образцов равнялось 950—1680 Å, а у обработанных — 2050—4050 Å.

Ультраструктура пластид

В последнее время ультраструктура пластид все более изучается в динамике, при действии тех или иных факторов; прослеживается метаморфоз пластид в онтогенезе органов; исследуется локализация ДНК и включений белковой природы. Слабее изучаются каротиноидопласты (хромопласты). Установлено, что под влиянием света (D. J. Goodchild), в этиолированных листьях фасоли происходят заметные изменения структуры проламеллярных тел и синтеза мембранного материала, из которого возникают новые тилакоиды с последующей упаковкой в граны. При этом наблюдается также превращение протохлорофилла в хлорофилл (ид) *a* С 684, который в незначительном количестве переходит в хлорофилл *a* С 670. На примере ячменя (K. W. Henningsen, J. E. Boynton) показано, что превращение протохлорофилла сопровождается расчленением мембран кристаллической решетки проламеллярного тела с образованием ламеллярных слоев. Когда возникают хлорофилл *a* и *b*, наблюдается экстенсивное (extensive) образование гран. На первых

стадиях становления хлоропластов у клубней картофеля под влиянием света (A. S. Vecher, A. A. Nasko, V. N. Predkel) количество РНК возрастает в 2—2.5 раза (на 7—9-й день позеленения). Были приведены данные об изменении количества гран в пластидах у листьев фасоли, не отделенных и отделенных от растений (J. Rosinski, W. G. Rosen). Описаны изменения периферической части пластид при превращении этиопластов в хлоропласты и образование ретикулярной системы мембран (W. M. Laetsch). В хлоропластах листьев *Macadamia* найдены кристаллические включения ромбовидной формы размером до 2 мк, напоминающие пчелиные соты с расстоянием от центра ячеек в 160 Å (L. J. Price). Автор отметил, что данная структура сохраняется только после фиксации глутаральдегидом и акролеином, тогда как после осмиевой фиксации она различается слабо и полностью разрушается после фиксации перманганатом калия.

В последнее время внимание исследователей все больше привлекает ультраструктура пластид клеток обкладки проводящих пучков. На конгрессе были сообщены данные (W. J. Downton, T. Bisalputra, E. B. Tregunna) о развитии ультраструктуры хлоропластов обкладки пучков листьев лебеды *Atriplex rosea.*

Были доложены результаты исследований каротиноидопластов клеток плодов томатов в процессе их образования из хлоропластов (A. R. Spurr). При развитии хромопластов образуются переплетения (plexus), напоминающие проламеллярное тело. Они развиваются из мембран интергранальных участков. Таких тел может быть более трех на срезе пластиды. Их внутреннее строение очень упорядоченное, в особенности у пластид из вполне зрелых красных плодов. От этих телец отходят концентрически расположенные мембраны, которые встречаются очень часто в составе хромопластов. Происхождение миелиноподобных фигур только сейчас выясняется, так как они видны во всех органоидах у разных видов низших и высших растений (Y. Ben-Shaul, I. Ophir). Картины накопления липидных глобул, сходные с теми, которые наблюдаются при образовании хромопластов, отмечены при старении хлоропластов семядолей огурца (E. W. Simon, R. D. Butler, S. R. Draper, Y. Eilam). При старении листьев снижается содержание рибосом, причем рибосомы с константой седиментации 65.5 S исчезают быстрее, чем с константой 77.6 S. Интересную схему состояния пластид в различных тканях на протяжении полного цикла развития растения показала С. В. Тагеева (Москва). Согласно ее данным, каждой ткани присущи определенные типы и состояния пластид.

Субмикроскопическое строение и биосинтез веществ клеточной оболочки

В обобщающем докладе О'Брайен (T. P. O'Brien) отметил, что в настоящее время установлено участие множества органелл и мембранных систем клетки в синтезе полисахаридов, белковых веществ и лигнина клеточных оболочек. К числу их относятся плазмалемма, диктиосомы, эндоплазматический ретикулум и окаймленные пузырьки. Микротрубочкам принадлежит важная роль в ориентации целлюлозных микрофибрилл, так как в случаях неупорядоченного отложения материала оболочек микротрубочек не наблюдали. Микротрубочкам приписывается роль стабилизатора поверхности оболочки во время синтеза откладывающегося в ней материала. Многое из изложенного в докладе О'Брайена было подтверждено в других сообщениях, но некоторые его положения оспаривались. Так, в ряде работ было доказано участие аппарата Гольджи и отшнуровывающихся от него пузырьков в образовании полисахаридов клеточной оболочки и даже целлюлозы, как например у *Pleurochrysis schefferlii* (T. P. *Leffingwell* и др.; W. J. Van Der Woude и др.; R. M. Brown, и др.). При образовании стенки клеток ксилемы у покрытосеменных обнаружена различная конфигурация плазмалеммы, находящейся в контакте с цитоплазматическими везикулами и мультивезикулярными тельцами разных типов. Они изливают свое содержимое в утолщающиеся участки клеточной оболочки (P. W. Robards). Робардс не поддержал представление о микротрубочках как органеллах, ответственных за ориентацию микрофибрилл целлюлозы. Пикет-Хипс (P ckett-Heaps J. D.) изложил данные изучения биосинтеза оболочки методом авторадиографии.

Выявление ультраструктурных и функциональных характеристик клеток тканей различных типов

Материалы, доложенные и опубликованные в Трудах XI Международного ботанического конгресса, относятся в основном к проводящей ткани, меристеме и частично к выделительной и механической тканям. Продолжаются исследования ультраструктуры этих тканей в связи с функцией их элементов. Больше всего работ по флоэме. В сообщении Бюва (R. Buvat) были показаны изменения в онтогенезе ситовидных элементов. В процессе дифференциации диктиосомы очень активны до конца образования стенок, позже они исчезают. Эндоплазматический ретикулум располагается затем возле плазмалеммы в виде уплощенных сетчатых тел. Пластиды слабодифференцированы и не содержат хлорофилла, но имеют крахмал. Обычно они дегенерируют. Тонопласт разрушается полностью. В конечном итоге остаются только плазмалемма и митохондрии. Онтогенез ситовидных элементов был освещен в работе Кроншоу и Андерсон (J. Cronshaw, R. Anderson) на примере

черешка, корня и клеток культуры ткани сердцевины табака. Слизистые тельца происходят от небольших групп трубочек, имеющихся в цитоплазме. Постепенно они увеличиваются, образуя компактные Р-протеиновые тельца. В дальнейшем тельца распадаются и трубочки распределяются по всей клетке. Судьба эндоплазматического ретикулума такая же, как и по описаниям Бюва. Он представлен сеткой, примыкающей к плазмалемме в виде системы упакованных мембран. Перфорации ситовидной пластинки бывают закупорены слизистыми тельцами при фиксации глутаральдегидом и формалином или открыты при быстрой фиксации охлажденными растворами. Связь тонкой структуры ситовидных трубок с перемещением пластических веществ по межфибриллярным промежуткам отмечена Коллманном (R. Kollmann). Дифференциация ситовидных элементов была показана также на примере *Ulmus americana* (R. F. Evert). Он сообщил о слизистых тельцах, которые у взрослых ситовидных трубок расположены париетально, образуя тяжи, проходящие из одного элемента в другой через перфорации пластинки. Эти тяжи состоят из слизистых телец (Р-протеина), их трубочки имеют в диаметре 130—140 Å.

Кунду (B. Kundu) описал два типа ситовидных трубок во внешней флоэме *Mimosa*. Трубки первого типа образованы весьма широкими относительно короткими элементами, ядро которых разрушается на ранних стадиях развития; второй тип образован узкими удлиненными трубками, сохраняющими длительное время веретеновидные ядра. Кунду полагает, что эти два морфологических типа представляют две функционально различные группы. О сезонных изменениях во флоэме *Lonicera tatarica* было сделано другое сообщение (W. F. Derr).

По ксилеме было очень мало докладов (R. J. Campana, F. Hyland, E. S. Ayensu).

Данные об образовательной ткани были освещены в докладах о промеристемах апекса сеянцев сосны и о вторичных меристемах (камбий). Было показано (R. Eicke), что клетки туники не имеют хлоропластов, тогда как лежащие под ней клетки апекса содержат очень много молодых хлоропластов. Камбий изучался в процессе развития у ряда двудольных травянистых растений (B. G. Cumbie), а также у деревьев тропических и умеренных областей (K. A. Chowdhury).

Изменения прокамбия и камбия в онтогенезе исследованы у представителей сем. *Bignoniaceae* (D. R. Dobbins).

Ультраструктура выделительных клеток была освещена на примере нектароносной ткани *Lonicera japonica* (A. Fahn, T. Rachmilevitz). Выделительные клетки в процессе формирования претерпевают следующие изменения. Количество цитоплазмы возрастает. Эндоплазматический ретикулум в период наибольшего образования секрета становится пластинчатым. Везикулы эндоплазматической сети, которые встречаются наряду с пластинчатыми элементами, участвуют в образовании веществ растущей клеточной оболочки сосочков и в процессах выделения нектара. Стадии становления ультраструктуры секреторных клеток апекса стебля у листостебельных мхов показаны в сообщении Боно (E. Bonnot). На стадии секреции наблюдается дезорганизация аппарата Гольджи; пластиды также дегенерируют, в особенности система тилакоидов и крахмальные зерна, но сохраняются осмиофильные глобулы. Они участвуют в образовании слизистого вещества. Были продемонстрированы прекрасные изображения нектароносных органов у *Marcgravia* (R. A. Howard) с трехмерной схемой васкулярного скелета.

Субмикроскопическое строение склеренхимных волокон вторичной флоэмы липы *Tilia americana* было показано в процессе их дифференциации (B. B. Deshpande). Отмечено, что в ранней фазе развития волокон цистерны эндоплазматической сети контактируют с плазмалеммой, микротрубочками и пузырьками диктиосом. В поздней фазе вторичного утолщения стенки наблюдались интрацистеральные пространства возле верхушек волокон. Автор считает, что внутренняя система цистерн играет важную роль в образовании материала клеточных стенок. Образование склеренхимных волокон первичной флоэмы было освещено в другом сообщении (Cl. L. Calvin).

Покровной ткани было мало уделено внимания. В основном рассматривались строение и механизм работы устьичного аппарата. Сорокина (P. H. Sorokina) сообщила данные о поведении органелл замыкающих клеток при открывании и закрывании устьиц; этот вопрос мало освещен в литературе. Ею было показано, что ферментативная активность сферосом (данные по фосфатазе) отсутствует при высоком тургоре и открытых устьицах. Они обнаруживают активность, когда тургорное давление падает и устьица закрываются. Число вакуолей большое при открытых устьицах; когда они закрыты, в замыкающих клетках видна только одна центральная вакуоль. Ядра, подобно вакуолям, изменяют форму, когда замыкающие клетки находятся в состоянии тургора. Митохондрии и пластиды не обнаруживают изменений в течение цикла работы устьиц. Замыкающие клетки кактуса опунции (W. W. Thomson, R. L. De Journett) содержат в цитоплазме много свободных рибосом, а также элементов агранулярного и гранулярного эндоплазматического ретикулума и митохондрий. Встречаются диктиосомы с большим количеством связанных с ними везикул. Пластиды содержат много крахмальных зерен, отдельные осмиофильные глобулы и имеют слабо развитую гранальную систему. Плазмалемма часто имеет волнистый контур с инвагинациями. Возле нее или в контакте с ней видны многочисленные везикулы. Плазмодесмы в оболочках между замыкающими и околоустьичными клетками не обнаружены. Все это позволило автору заключить, что замыкающие клетки метаболически активны, тогда как их фотосинтетическая способность весьма низкая.

Сделано сообщение о гелиоцитических и аллоцитических устьицах, ранее неизвестных у двудольных (W. W. Payne).

В докладе о строении кутикулы утверждалось (R. F. Norris, D. R. Bayer, M. J. Bukovac), что при использовании светового и электронного микроскопов не выявлены каналы пор в ее толще. Этот вопрос еще не получил окончательного решения.

Только в одном сообщении (E. Frank) затрагивался вопрос о внутреннем строении идиобластов кристаллоносных клеток у *Canavalia ansiformis*.

Анатомия вегетативных и генеративных органов

Анатомия целых органов рассматривалась только в отдельных сообщениях. Исключение составили исследования плодов и семян. Большей частью исследовались те или иные ткани, группы тканей или части органов. Органогенез также освещался крайне мало. Анатомическое строение плодов *Nypa* (S. D. Chitaley, E. M. Nambudiri) было изучено у ископаемых и современных представителей рода. Оказалось, что, несмотря на различные размеры плодов, они имеют одинаковый план строения. Однако плоды различаются по структуре гиподермы, саркокарпия и эндокарпия. Строение плодов яблони рассматривалось в работе Пратта (C. P. Pratt). Изучалось происхождение перидермы. Показано, что феллоген образуется из клеток гиподермы. Эти процессы происходят в течение первого месяца после цветения. Феллоген возникает там, где проявляется способность клеток к делению (в пределах коры). Анатомия плодов тыквенных была освещена в нашем сообщении (Б. Т. Матиенко). Мы дали интерпретацию гистологической зональности в связи с путями и модусами эволюции. Изучение анатомии семян тыквенных (D. Singh) на примере 30 родов и 90 видов показало, что данное семейство достаточно обособлено в этом отношении. Многие работы по анатомии вегетативных и генеративных органов были выполнены для целей систематики; о них пойдет речь ниже.

Микроспорогенез и мегаспорогенез

Работы, касающиеся ультраструктуры мужского и женского гаметофитов, были представлены наиболее полно. Показано широкое применение новейших методов (в том числе и электронной микроскопии) в эмбриологических исследованиях, что обусловило большие успехи в этой области морфологии растений. Следует упомянуть прежде всего сообщения Хеслопа-Харрисона (J. Heslop-Harrison), Дженсена (W. Jensen), Роузена (W. G. Rosen), Белла (P. R. Bell) и Паолилло (D. J. Paolillo). Хеслоп-Харрисон высказал мнение, что ультраструктурные изменения и перестройки органелл в материнских клетках пыльцы в мейотической профазе связаны с цитоплазматической рестандартизацией («restandartisation»), которая необходима для устранения остаточного контроля диплофазы при переходе от спорофита к гаметофиту. Белл в докладе «Оогенез и яйцеклетка» указал на существование многих черт сходства в оогенезе цветковых и гетероспоровых архегониальных растений. Основные особенности, свойственные оогенезу растений, обнаруживаются и в ооцитах животных. Рост и тонкое строение пыльцевой трубки весьма удачно описал в своем докладе Роузен. Он хорошо показал топографическое распределение крахмала, РНК, полисахаридов, белковых веществ и липидов в верхушке пыльцевой трубки. В самом кончике ее сосредоточена РНК, далее расположены полисахариды, за ними белковые вещества, еще дальше липидные включения и крахмальные зерна. В самой верхней части пыльцевой трубки наблюдается очень много пузырьков, многие из которых покрыты гранулами, некоторые из них двойные. На одних электронных микрографиях четко видно, что везикулы происходят от диктиосом, на других (полученных другим методом) хорошо заметна рыхлая упаковка микрофибрилл в одном участке оболочки верхушки пыльцевой трубки. Паолилло сообщил данные по ультраструктуре спермиев. Им было показано, что в цитоплазме спермиев нет пластид. Данные по ультраструктуре мужского и женского гаметофита приведены в сообщении А. А. Чеботаря. Картины гаметогенеза у *Bryopsis hypnoides* описал Урбан (P. Urban). Интересные материалы содержались в ряде других сообщений (P. Echlin, D. A. Larson, P. Cori и др.). Был показан и фильм о зародышевом мешке (J. Kolek и др.).

Изучение анатомии и ультраструктуры для целей систематики

Из материалов XI Международного ботанического конгресса видно, что данные анатомии все больше привлекаются для решения вопросов систематики. В особенности нас поразила тенденция использовать даже результаты исследований субмикроскопической организации для таксономии.

Рассмотрим сначала данные анатомии. Работа Грегуша (P. Greguss) по ксилотомии стебля примерно 40 видов Цикадовых показала, что трансфузионные клетки следует рассматривать как ксилемные элементы, поскольку они связаны с трахеидами проводящих пучков. Лизе и Гроссер (W. Liese, D. Grosser) дали анатомические характеристики 250 стеблей бамбуков; они изучили 1000 междоузлий 40 видов, относящихся к 17 родам азиатского происхождения. В анатомическом

строении стебля наиболее характерно расположение проводящих пучков в паренхиме. Типы пучков, их величина и распределение послужили основой определения большинства исследованных родов и видов бамбуков. Заметные различия в организации проводящего аппарата найдены у *Orobanche cooperi* и *O. ludoviciana*, которые таксономически очень близки. У первого вида есть два концентрических кольца пучков. Флоэма во внешнем круге расположена на периферии, а во внутреннем круге — ближе к центру. У *O. ludoviciana* и других изученных видов имеется только один цикл пучков с сердцевинными (медуллярными) пучками. Были приведены данные об анатомии коры стволов различных деревьев во влажных лесах Венесуэлы.

Столь же важны для систематики данные о строении вегетативных органов травянистых растений (H. P. Van der Schijff, P. D. F. Kok); в частности, весьма существенно строение эпидермиса. Выяснилось, что не все структуры эпидермиса листа имеют таксономическое значение. Для таксономии малосущественны такие структуры, как сосочки, устьица, межустьичные клетки и кремненосные клетки. Для определения представителей трибы *Arundinoideae* (сем. *Gramineae*) использовались такие признаки анатомии листа, как характер мезофилла, распределение жилок, эпидермис с водоносными клетками (bulliform cells), наружная и внутренняя склеренхимные обкладки пучков (R. C. Lommasson). С. А. Туманян (Москва) привела данные о различиях в структуре листа у представителей *Gentiana* секции *Pneumonanthe*. Морфология склереид была использована в качестве таксономического критерия для магнолиевых (Sh. C. Tucker).

Строение генеративных органов (цветков, семян, плодов) является надежным признаком для внутрисемейственной систематики. Об этом свидетельствовало сообщение (W. L. Theobald) по сравнительной анатомии цветков и плодов зонтичных. На основе анатомии семянки была построена классификация сложноцветных (B. C. Templeton). Этот автор изучил плоды примерно 600 видов, 200 родов и 13 триб. Изучалось также строение семян Гнетум (R. J. Rodin, R. N. Kapil) и представителей сем. Тыквенных (D. Singh). Сделано сообщение об анатомии лепестков *Vinca rosea alba*.

Было проведено заседание, посвященное использованию данных ультраструктуры органелл клеток для целей систематики. Отмечено, что ультраструктура пластид ситовидных трубок может отражать систематическую принадлежность растений на уровне классов (H. D. Behnke). Изучение тонкого строения пластид 70 видов 40 семейств покрытосеменных показало существование трех типов пластид в ситовидных трубках. Первый тип, сходный с ранее изученным у сем. *Dioscoreaceae*, распространен во многих порядках однодольных, ему присущи угловатые кристаллоиды белковой природы. Они состоят из нитевидных субъединиц размером 50—60 Å, расположенных параллельно. Второй тип, представленный амилопластами (в состоянии слаборазвитых пластид), характерен для большинства двудольных, включая и виды порядка *Nymphaeales*, которые в системах часто расположены сразу после однодольных. Однако из числа изученных двудольных второй тип не встречается у гвоздичных. У ряда видов разных семейств двудольных найден третий тип пластид. Для них характерно присутствие протеиновых фибрилл, которые образуют кольцевидное образование. Было сделано сообщение о характере секреции аппаратом Гольджи в связи с систематикой (W. G. Whaley). Выяснилось, что у прокариот наблюдается непосредственное движение ионов и молекул через плазматическую мембрану. У эукариот передвижение веществ происходит от эндоплазматической сети и аппарата Гольджи в сторону плазматической мембраны и через нее. По природе веществ, вырабатываемых аппаратом Гольджи и отложенных на клеточную оболочку, можно различать в общих чертах систематическую принадлежность таксонов (видимо, лишь крупные таксоны!).

Вейер и Бисалпутра (T. E. Weier, T. Bisalputra) считают, что филогенетическая ветвь (phyla) может характеризоваться определенной ультраструктурой пластид, связанной с фотосинтетическими пигментами, и распределением фибрилл ДНК. Так, по их мнению, граны характерны только для пластид, содержащих хлорофилл *a* и *b*. При наличии хлорофилла *a* и *c* тилакоиды имеют вид лент, но отсутствует упаковка ламелл в граны. ДНК может встречаться в виде небольших агрегатов фибрилл, разбросанных во всей строме или расположенных в определенных местах. У бурых водорослей фибриллы ДНК связаны с мембранами хлоропласта. Исходя из строения пиреноидов (одиночные и множественные), Бёр (F. A. Burr) высказала предположение о связи между антоцеротовыми и водорослями. Примерно такие же идеи содержались в другой работе (J. Proskauer).

Методы исследования

Кроме классических методов анатомии и цитологии, на съезде сообщалось о широком применении следующих методов: электронная микроскопия, авторадиография, киномикрография, цитоспектрофотометрия. Цветная микрофотография была использована в целом ряде работ. Но первое место принадлежит методу электронной микроскопии, причем в первую очередь «просвечивающей» электронной микроскопии и затем «отражающей» электронной микроскопии. «Просвечивающая» электронная микроскопия использовалась в сочетании с методами ультратонких срезов после химической и нехимической фиксации, методом реплик и методом суспензий. В подавляющем большинстве работ — не только морфологических,

биохимических, биофизических и физиологических, но и в работах по систематике, экологии и географии растений использовались электронные микрографии. В работах, посвященных выяснению молекулярной организации мембран и других элементарных структурных единиц растительной клетки, все выводы и схемы строились на основе картин, полученных после обработки объектов по методу замораживания—травления (freeze—etching). Этот метод, как известно, исключает химическую обработку материала. Поэтому он прекрасно дополняет обычные способы химической фиксации при приготовлении и изучении препаратов. Негативное контрастирование также использовалось наряду с позитивным контрастированием ультратонких срезов.

Все возрастающее значение имеет применение сканирующего электронного микроскопа — стереоскана. Преимущество его заключается в том, что он дает трехмерное, объемное (стереоскопическое) изображение. Особенно хорошо видны споры и пыльцевые зерна (скульптура их поверхности), трахеи и трахеиды проводящих тканей, а также одноклеточные водоросли, главным образом диатомовые.

Поэтому мы считаем необходимым шире применять метод замораживания—травления и сканирующий электронный микроскоп. Следует быстрее наладить серийное производство в нашей стране устройств (для выполнения первой операции) и растровых электронных микроскопов.

Б. Г. Матиенко.

Ботанический сад
Академии наук
Молдавской ССР,
Кишинев.

(Получено 27 I 1970).

УДК (100)(063)582.28 : 001.4

ПЕРВЫЙ МЕЖДУНАРОДНЫЙ МИКОЛОГИЧЕСКИЙ КОНГРЕСС И МЕЖДУНАРОДНАЯ МИКОЛОГИЧЕСКАЯ НОМЕНКЛАТУРА

B. P. VASSILKOV. FIRST INTERNATIONAL MYCOLOGICAL CONGRESS AND INTERNATIONAL MYCOLOGICAL NOMENCLATURE

7—16 сентября 1971 года в Англии состоится Первый Международный микологический конгресс.

Уже теперь возникает ряд интересных и важных вопросов, которые, вероятно, будут обсуждаться и получат свое разрешение на этом конгрессе. Можно думать, что это особенно должно касаться международной микологической номенклатуры.

Первым, несомненно, встанет вопрос об отношении нового Микологического конгресса к имеющему уже большую историю, и, можно сказать, материнскому, Международному ботаническому конгрессу. Будут ли они связаны как-либо между собою в дальнейшем или не будут? Обособление первого из второго, конечно, следует рассматривать как явление прогрессивное, отображающее общий ход развития наук, их дифференциацию. Об этом можно судить хотя бы по последнему Международному ботаническому конгрессу, который буквально «разваливался» от обилия разнообразных ботанических наук, представленных в нем; все они настолько уже развились и созрели, что им стало тесно в лоне материнской общей ботаники.

На Международном микологическом конгрессе, возможно, сразу же возникнет и другой вопрос — о создании отдельного международного кодекса микологической номенклатуры. Это вполне вероятно, поскольку первые ботанические конгрессы в основном и созывались в целях разработки международной ботанической номенклатуры. Память человеческая не в состоянии хранить все накопленные факты без соответствующего упорядочения. Создание такого кодекса следовало бы рассматривать как явление безусловно прогрессивное. До микологов свои номенклатурные кодексы создали уже бактериологи, вирусологи и специалисты по культурным растениям, которые ранее руководствовались общим международным кодексом ботанической номенклатуры и участвовали в общих ботанических конгрессах. Теперь наступила очередь самостоятельно организоваться микологам.

Несомненно, что главной основой кодекса микологической номенклатуры может послужить тот же Международный кодекс ботанической номенклатуры, в котором содержится немало пунктов (статей, рекомендаций), касающихся специально грибов. При этом некоторые из них теперь потребуют нового обсуждения, а кроме того, возникнут новые вопросы, требующие ответов, и их должны дать уже сами микологи.

Среди вопросов, касающихся номенклатуры грибов, подлежащих обсуждению на Конгрессе, я полагаю, могут быть следующие.

1. Место грибов в общей системе организмов. Являются ли грибы самостоятельным царством природы или только одним из разделов царства растений?

2. Унификация и типификация названий высших таксонов грибов и обсуждение положения миксомицетов и лишайников по отношению к грибам.

3. Пересмотр исходных дат международной номенклатуры для грибов, особенно в связи с такими предложениями, как предложение Хьюс (S. J. Hughes, Canad. Journ. Bot., 36, 1958) в отношении *Hyphomycetes*.

4. Возможности консервации в большем количестве родовых или даже некоторых видовых названий, что может иметь особое значение для специалистов в области прикладной микологии, в частности фитопатологов и других.

5. Положение о специальных формах и расах. Четко сформулированная 4-я статья о специальных формах (formae speciales) в «Международном кодексе ботанической номенклатуры» 1966 года имеет большое значение для микологов в смысле прекращения описаний новых видов, выделяемых только в зависимости от растений-хозяев, на которых грибы произрастают. Согласно этой статье, названия таких новых специальных форм кодексом вообще не регулируются. Однако следует иметь в виду, что специальные формы и расы грибов, а иногда и отдельные штампы имеют очень большое значение в прикладных разделах микологии, поэтому таким единицам (хотя они совсем другого уровня, чем наши обычные систематические единицы), видимо, следует уделить некоторое внимание в «Микологическом кодексе», поместив в нем хотя бы рекомендации — как их удобнее оформлять в печати при первом опубликовании.

Кроме того, на конгрессе было бы желательно обсудить возможность составления общих стандартных списков, таких как список сокращений фамилий авторов, помещаемых при названии таксонов грибов, и список сокращений наименований микологических периодических изданий.

Международная ботаническая номенклатура в настоящее время уже более или менее стабилизировалась. В нее раз от разу все меньше вносится крупных изменений, вводятся главным образом уточнения, приводятся новые более яркие примеры правильного оформления названий и т. д. К этому надо стремиться и в отношении микологической номенклатуры; не усложнять ее, а достигать большего упрощения и обеспечивать большее удобство пользования.

Для составления кодекса, рассмотрения вносимых предложений, наблюдения и контроля за применением международной микологической номенклатуры, конечно, придется создать соответствующий комитет со значительными полномочиями, ответственный перед Международным микологическим конгрессом, может быть по типу Международного комитета по номенклатуре бактерий с его Юридической комиссией.

Чтобы публиковать поступающие предложения об изменении международной микологической номенклатуры, а также печатать решения номенклатурного комитета и сообщать текущие новости номенклатуры, возможно, потребуется основать свой международный печатный орган вроде журнала «Taxon» — «Mycotaxon», или же все публикации такого рода передать какому-либо из существующих микологических журналов.

Международную микологическую номенклатуру сразу же придется усиленно пропагандировать среди наших микологов и специалистов по прикладным микологическим наукам (фитопатология, медицинская микология и др.).

Если у специалистов по высшим растениям дело с применением общей международной ботанической номенклатуры обстоит достаточно благополучно, то этого никак нельзя сказать о микологах и других спорологах. У них она часто не освоена, иногда применяется неточно, нередко совершенно отчетливо видно, что тот или иной автор вообще не знаком с ней.

Наряду с пропагандой международной ботанической или (в дальнейшем) микологической номенклатуры среди специалистов надо с ней знакомить студентов соответствующих высших учебных заведений. Современный миколог-систематик не может не владеть ботанической (микологической) номенклатурой, иначе он и не систематик.

Б. П. Васильков.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 16 III 1971).

ХРОНИКА

УДК 002.704.31 (063)581.167

ТОРЖЕСТВА, ПОСВЯЩЕННЫЕ 50-ЛЕТИЮ ЗАКОНА ГОМОЛОГИЧЕСКИХ РЯДОВ Н. И. ВАВИЛОВА

V. I. STUKOV. CELEBRATION OF THE SEMICENTENARY OF THE DISCOVERY OF THE LAW OF HOMOLOGOUS SERIES N. I. VAVILOVS

25 сентября 1970 г. в актовом зале Саратовского сельскохозяйственного института состоялось расширенное заседание ученого совета института и Поволжского отделения Всесоюзного общества генетиков и селекционеров им. Н. И. Вавилова (ВОГИС), посвященное 50-летию открытия закона гомологических рядов в наследственной изменчивости.

Участники заседания заслушали доклад председателя Волжского отделения ВОГИС **С. С. Хохлова** «50-летие открытия Н. И. Вавиловым Закона гомологических рядов и наследственной изменчивости».

Н. Р. Иванов (заведующий отделом зернобобовых культур Всесоюзного института растениеводства) выступил с докладом «Гомологические ряды у зернобобовых культур и происхождение культурных растений». Он зачитал также выступление акад. П. М. Жуковского, отсутствовавшего по болезни.

М. М. Якубцинер (ВИР) сделал доклад на тему «Новые данные систематики рода пшеницы в свете Закона гомологических рядов».

С докладом «Закон гомологических рядов и проблемы филогении» выступил **Ф. Х. Бахтеев.**

М. Г. Пруцкова (начальник отдела Государственной комиссии по сортоиспытанию новых культур) сделала сообщение об использовании мировой коллекции ВИРа, созданной Н. И. Вавиловым и его сотрудниками для выведения новых сортов культурных растений.

Своими воспоминаниями о днях, когда Закон гомологических рядов стал достоянием научной общественности, поделилась участница III Всероссийского съезда по селекции и семеноводству **А. И. Мордвинкина.** С воспоминаниями о Н. И. Вавилове выступил также доцент Саратовского сельскохозяйственного института **К. Н. Алексеевский.**

Участников заседания и III Всероссийского съезда по селекции и семеноводству (состоявшегося в 1920 г.) тепло приветствовали представители общественности г. Саратова, им были преподнесены сувениры и цветы.

На заседании присутствовали представители партийных и советских органов Саратова, ученые и студенты сельскохозяйственного и педагогического институтов, университета, Научно-исследовательского института сельского хозяйства Юго-Востока СССР, делегация Всесоюзного института растениеводства, всего более 300 человек, президент ВОГИС Б. Л. Астауров, а также сын Н. И. Вавилова — Ю. Н. Вавилов.

Участники заседания и гости посетили 3-й учебный корпус Саратовского университета, где осмотрели аудиторию, в которой проходил III Всероссийский съезд, а также мемориальную доску, установленную в честь открытия Закона гомологических рядов. Они посетили также областной краеведческий музей, где ознакомились с постоянной выставкой, посвященной Н. И. Вавилову, побывали на месте приземления первого космонавта Ю. А. Гагарина.

К этой же дате было приурочено состоявшееся 25 сентября торжественное открытие на Воскресенском кладбище Саратова надгробного памятника Николаю Ивановичу Вавилову — первому президенту Всесоюзной Академии сельскохозяйственных наук им. В. И. Ленина, лауреату Ленинской премии, академику Академии наук СССР, ВАСХНИЛ и Академии наук Украинской ССР.

На открытие памятника из Москвы, Ленинграда и других городов Советского Союза приехали ближайшие ученики и соратники выдающегося ученого, его последователи; присутствовали представители партийных и советских организаций, научной общественности города.

Кратким вступительным словом церемонию открытия памятника начал и. о. ректора Саратовского сельскохозяйственного института **Н. Г. Воронин.**

От Академии наук СССР и Всесоюзного общества генетиков и селекционеров им. Н. И. Вавилова выступил президент ВОГИС **Б. Л. Астауров**, который сказал: «Вполне закономерно, что первый памятник Николаю Ивановичу Вавилову воздвигнут здесь, в Саратове, там, где Николай Иванович долго работал, где он по-существу начал свою научную жизнь и где ровно полвека тому назад выступил впервые со своим главным научным обобщением — Законом гомологических рядов, — в городе, где погребено его тело. Я не сомневаюсь, что за этим первым мемориальным монументом благодарные соотечественники воздвигнут ему памятники и в других городах, где он жил и плодотворно творил. Пусть же не зарастает к ним народная тропа! Пусть множат они славу великого гражданина своей Родины! Пусть несут ее в массы нашего народа и за рубежи нашей страны, чтобы жизнь его служила высоким примером для всех людей!»

От Всесоюзной Академии сельскохозяйственных наук им. В. И. Ленина слово памяти Н. И. Вавилова произнес **А. Д. Букштынов**; от Всесоюзного института растениеводства им. Н. И. Вавилова выступил заместитель директора **В. Ф. Дорофеев**; от Тимирязевской сельскохозяйственной академии выступила **А. И. Атабекова**, которая заявила, в частности: «По Вавилову работали, работают и будут работать не только во всех областях нашей необъятной Родины, но и за рубежом. По силе одаренности и разносторонности научного творчества Н. И. Вавилов представляет собой поистине гениального исследователя. Им были открыты важнейшие закономерности, касающиеся иммунитета растений к инфекционным заболеваниям, центров происхождения культурных растений, их географического распространения, проблемы вида и многих других направлений. Ученики и последователи Н. И. Вавилова — его школа, верная памяти своего гениального учителя, будет и далее продолжать свои разносторонние научные исследования».

От коллектива Саратовского сельскохозяйственного института выступил **М. И. Голубев**: он сказал: «Открытием памятника незабвенному академику Николаю Ивановичу Вавилову научная общественность страны, его последователи и ученики выполнили свой долг памяти выдающемуся ученому — агроному, ботанику, генетику и географу, великому гуманисту нашего времени, крупному общественному и государственному деятелю нашей страны. Этим актом мы отдаем должное его научным исследованиям, заслугам и той неоценимой роли в развитии биологической науки вообще, генетики и селекции, в частности, которую он выполнил. В течение всей своей научной и общественной деятельности Н. И. Вавилов страстно и беззаветно служил своему народу и Родине, отдавая им все свои силы и знания. Н. И. Вавилов оставил большое литературное наследие, но самым ценным из него являются его идеи в области генетики и селекции, которые будут жить в веках. Эти идеи будут лучшим надгробным памятником, а его имя будет светиться яркой звездой первой величины на арене развивающейся науки».

От Волжского отделения ВОГИС выступил заместитель председателя отделения **В. А. Крупнов**. Он сказал: «Мы, саратовцы, гордимся тем, что в трудное время — в первые годы Советской власти — Николай Иванович Вавилов жил и работал в нашем городе. Н. И. Вавилов полюбил этот, как он писал, суровый и знойный край и посвятил ему замечательную книгу. Будучи президентом ВАСХНИЛ и руководителем ВИР'а и Института генетики, Николай Иванович много сделал по обновлению нашей Земли. Мировая коллекция сортов и образцов, собранная в ВИР'е по инициативе и при непосредственном участии Н. И. Вавилова, служит селекционерам, в том числе и саратовским, ценнейшим материалом для выведения новых сортов. Если бы Николай Иванович был жив, он был бы бесконечно счастлив и горд тем, что идеи, за которые он боролся, восторжествовали, а генетика ныне делает такие успехи, о которых раньше не могли и мечтать».

От Ленинградского отделения ВОГИС и комиссии Академии наук СССР по изучению наследия Н. И. Вавилова выступил **Н. Р. Иванов**. Он сказал: «30 лет тому назад оборвалась научная работа крупнейшего биолога с мировым именем Н. И. Вавилова. Двадцатилетие (1920—1940 гг.) было временем развернувшегося таланта ученого, гениального растениевода и биолога, исследования которого и по сей день являются крайне важными при построении научной и производственной перспективы в сельском хозяйстве. Многие поколения будут изучать и руководствоваться работами Николая Ивановича».

На открытии памятника выступили также от Саратовского университета и. о. редактора **П. А. Бугаенко** и от Всесоюзного ботанического общества и учеников **Ф. Х. Бахтеев.**

Памятник открыли президент ВОГИС акад. Б. Л. Астауров, ближайшие ученики и соратники Н. И. Вавилова — профессора Ф. Х. Бахтеев и Н. Р. Иванов и кандидат сельскохозяйственных наук А. И. Мордвинкина.

Памятник (работы саратовского скульптора, члена Союза художников СССР К. С. Суминова) высечен из трехметровой глыбы серого гранита, привезенного из Ленинграда. На памятнике золотом сделана надпись «Академик Вавилов Николай Иванович. 1887—1943».

К надгробному памятнику Н. И. Вавилову были возложены венки и живые цветы: от Академии наук СССР и Всесоюзного общества генетиков и селекционеров имени Н. И. Вавилова; от Всесоюзного института растениеводства им. Н. И. Вавилова; от Всесоюзного ботанического общества и Ботанического института

АН СССР им. В. Л. Комарова; от Саратовского университета; от Саратовского сельскохозяйственного института; от Научно-исследовательского института сельского хозяйства Юго-Востока СССР; от Волжского отделения Всесоюзного общества генетиков и селекционеров им. Н. И. Вавилова; от коллектива биологического факультета Саратовского университета; от Областного управления сельского хозяйства Саратовской области; от учеников и соратников Н. И. Вавилова.

Торжества, посвященные 50-летию Закона гомологических рядов Н. И. Вавилова, и открытие надгробного памятника великому ученому показали, что советская научная общественность свято чтит светлую память выдающегося советского ученого.

В. И. Стуков.

Саратовский сельскохозяйственный институт.

(Получено 12 XI 1970).

ИСПРАВЛЕНИЕ

В статье А. В. Кнорре, Н. В. Ловелиус, Б. Н. Норин (№ 5, 1971 г.) на стр. 627 следует читать: «. . . в ур. Ары-Мас за 72° с. ш.»

July 1971

BOTANICAL JOURNAL
PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY OF THE U. S. S. R.

CONTENTS

R. P. Barykina. Characteristic features of the first ontogenetic stages in *Podophyllum emodi* Wall. and *P. peltatum* L. (6 textfigures) 921
A. P. Khokhriakov. Comparative-morphological analysis of grasses and palms . . . 932
H. V. Ivanovskaya. Processes of differentiation in the tissues of remote hybrids of *Gramineae*. (6 textfigures) 939
V. M. Poniatovskaja and V. N. Makarevich. On the vertical structure of the overground part of a meadow biogeocoenosis (as illustrated by the example of polydominant dry meadows with a moss cover). (1 textfigure) 947
N. I. Karayeva. The diatoms of the genus *Navicula* Bory in the Palaeogene and the Neogene of the U. S. S. R. 953
L. A. Alioshina and V. M. Vinogradova. Morphology of the pollen grains in the species of the genus *Grammosciadium* DC. (*Umbelliferae*). (3 textfigures, 2 plates) 963

NEW TAXA 970

M. D. Uznadze. A contribution to the nomenclature of the Tertiary species of *Cercis*. (970).

REPORTS 971

R. K. Askerova. On the pollen of certain genera of the tribe *Cichorieae* (*Compositae*). (1 textfigure, 1 plate) (971). — **A. D. Raji.** Evolution of the genera of the tribe *Viciae* Adans. (3 textfigures). (978). — **O. N. Mironenko, V. V. Petrovsky, B. A. Yurtsev.** A contribution to the knowledge of the flora in the central part of Putorana Plateau (Central Siberian Plateau). (1 textfigure). (982). — **Yu. Kh. Novozhenin.** *Hordeum jubatum* L. in the Kuybyshev city. (1 textfigure). (989). — **G. D. Fakhriyeva and N. A. Kozlova.** The change of the morphology and of the developmental rhythm in two species of *Delphinium* transferred from the mountains of Tajikistan to the zone of foothills. (6 textfigures). (990). — **P. B. Raskatov and V. M. Eriomin.** Resiniferous system in the bark of the Far Eastern pines *Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc., *P. pumila* (Pall.) Rgl. and *P. funebris* Kom. (2 textfigures), (1001). — **V. A. Vereshchagina.** Microsporogenesis in the gynodioecious *Echium vulgare* L. (5 textfigures). (1006). — **N. G. Afanasiyeva and S. M. Okulova.** Process of fertilization in the species of *Veronica* L. (3 plates). (1013). — **V. S. Rodionov.** The aftereffect of low positive temperatures on the potential rate of photosynthesis in certain species of *Lycopersicon* Tourn. and *Beta* L. (4 textfigures). (1019).

REVIEWS 1025

A. K. Skvortzov. Trees and shrubs of the U. S. S. R. vols. I—VII (1949—1965). (1025). — **V. I. Matveyev and Yu. Kh. Novozhenin.** *A. F. Terekhov.* A key for the identification of vernal and autumnal plants in the Middle Volga and Trans-Volga Area. 3rd edition (1969). (1035). — **L. A. Kuprianova.** Japanese Journal of Palynology. 1969 No. 4. (1036). — **B. M. Mirkin.** *M. V. Markov.* Agrophytocoenosis and the process of its establishment (on the problem of phyloagrocoenogenesis). In the book: Theoretical problems of phytocoenology and biogeocoenology. (1037). — **R. A. Udalova.** *K. Bakeberg.* Kaktusen. Wörterbuch. (1966). (1039). — **D. V. Lebedev.** *I. K. Ferguson.* Index of Australasian taxonomic literature, for 1968. (1040).

INTERNATIONAL BOTANICAL CONGRESS 1042

B. G. Matiyenko. Structural Botany at the XIth International Botanical Congress held in Seattle, U. S. A., on August 24—September 2, 1969. (1042). — **B. P. Vassilkov.** First International Mycological Congress and International Mycological Nomenclature. (1048).

CHRONICLE 1050

V. I. Stukov. Celebration of the semicentenary of the discovery of the law of Homologous Series N. I. Vavilovs. (1050).

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Р. П. Барыкина. Особенности первых этапов онтогенеза *Podophyllum emodi* Wall. и *P. peltatum* L. (С 6 рис.) 921
А. П. Хохряков. Сравнительно-морфологический анализ злаков и пальм . . . 932
Е. В. Ивановская. Процессы дифференциации в тканях отдаленных гибридов злаков. (С 6 рис.) 939
В. М. Понятовская и В. Н. Макаревич. О вертикальном строении надземной части лугового биогеоценоза (на примере полидоминантных замоховелых суходольных лугов). (С 1 рис.) 947
Н. И. Караева. Диатомовые водоросли рода *Navicula* Bory в палеогене и неогене СССР 953
Л. А. Алешина и В. М. Виноградова. Морфология пыльцевых зерен видов рода *Grammosciadium* DC. (*Umbelliferae*). (С 3 рис. и 2 табл. рис.) 963

НОВЫЕ ТАКСОНЫ 970

М. Д. Узнадзе. К номенклатуре третичных видов *Cercis*. (970).

СООБЩЕНИЯ 971

Р. К. Аскерова. О пыльце некоторых родов трибы *Cichorieae* (*Compositae*). (С 1 рис. и 1 табл. рис.). (971). — **А. Д. Раджи.** Эволюция родов трибы *Viciae* Adans. (С 3 рис.). (978). — **О. Н. Мироненко, В. В. Петровский, Б. А. Юрцев.** К познанию флоры центральной части плато Путораны (Средне-Сибирское плоскогорье). (С 1 рис.). (982). — **Ю. Х. Новоженин.** *Hordeum jubatum* L. в городе Куйбышеве. (С 1 рис.). (989). — **Г. Д. Фахриева и Н. А. Козлова.** Изменение морфологии и ритма развития у двух видов *Delphinium*, переселенных с гор Таджикистана в предгорную зону. (С 6 рис.). (990). — **П. Б. Раскатов и В. М. Еремин.** Смоляносная система в коре дальневосточных сосен *Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc., *P. pumila* (Pall.) Rgl. и *P. funebris* Kom. (С 2 рис.) (1001). — **В. А. Верещагина.** Микроспорогенез у гинодиэцичного вида *Echium vulgare* L. (С 5 рис.). (1006). — **Н. Г. Афанасьева и С. М. Окулова.** Процесс оплодотворения у вероник (*Veronica* sp.). (С 3 табл. рис.). (1013). — **В. С. Родионов.** Последействие пониженной положительной температуры на потенциальную интенсивность фотосинтеза некоторых видов *Lycopersicon* Tourn. и *Beta* L. (С 4 рис.) (1019).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 1025

А. К. Скворцов. Деревья и кустарники СССР, тт. 1—7 (1949—1965). (1025). — **В. И. Матвеев и Ю. Х. Новоженин.** *А. Ф. Терехов.* Определитель весенних и осенних растений Среднего Поволжья и Заволжья. 3-е изд. (1969). (1035). — **Л. А. Куприянова.** Японский Палинологический журнал. 1969, № 4. (1036). — **Б. М. Миркин.** *М. В. Марков.* Агрофитоценоз и процесс его становления. (К вопросу о филоагроценогенезе). В кн.: Теоретические вопросы фитоценологии и биогеоценологии. (1037). — **Р. А. Удалова.** *К. Бакеберг.* Кактусы. Словарь. 1966. (1039). — **Д. В. Лебедев.** *И. К. Фергюсон.* Указатель австралазийской таксономической литературы за 1968 г. (1040).

МЕЖДУНАРОДНЫЕ КОНГРЕССЫ 1042

Б. Г. Матиенко. Структурная ботаника на XI Международном ботаническом конгрессе (24 августа—2 сентября 1969 г., г. Сиэтл, США). (1042). — **Б. П. Васильков.** Первый Международный микологический конгресс и международная микологическая номенклатура. (1048).

ХРОНИКА 1050

В. И. Стуков. Торжества, посвященные 50-летию Закона гомологических рядов Н. И. Вавилова (1050).

ПРИНИМАЕТСЯ ПОДПИСКА
НА ЖУРНАЛЫ ИЗДАТЕЛЬСТВА «НАУКА» НА 1971 ГОД

БИОЛОГИЧЕСКИЕ НАУКИ

Биофизика	6	10—80
Биохимия	6	12—60
Ботанический журнал	12	18—00
Вопросы ихтиологии	6	9—00
Доклады Академии наук СССР. Серия биологическая	12	9—72
Генетика	12	18—00
Журнал высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова	6	10—50
Журнал общей биологии	6	7—20
Журнал эволюционной биохимии и физиологии	6	5—10
Зоологический журнал	12	18—00
Известия Академии наук СССР. Серия биологическая	6	9—00
Известия Сибирского отделения АН СССР. Серия биолого-медицинских наук	3	2—10
Лесоведение	6	4—50
Микология и фитопатология	6	5—40
Микробиология	6	9—00
Молекулярная биология	6	7—50
Онтогенез	6	6—30
Палеонтологический журнал	4	6—00
Паразитология	6	4—50
Почвоведение	12	18—00
Прикладная биохимия и микробиология	6	6—00
Радиобиология	6	7—50
Растительные ресурсы	4	5—00
Успехи современной биологии	6	6—00
Успехи физиологических наук	4	5—40
Физиологический журнал СССР им. И. М. Сеченова	12	18—00
Физиология растений	6	12—60
Цитология	12	16—20
Экология	6	6—30
Энтомологическое обозрение	4	9—00

Подписка на перечисленные журналы принимается без ограничений в пунктах приема подписки «Союзпечать», отделениях связи, городских и районных узлах связи, на почтамтах, а также общественными распространителями печати на предприятиях, в учреждениях и организациях.

К ст. Е. В. Ивановской, стр. 943

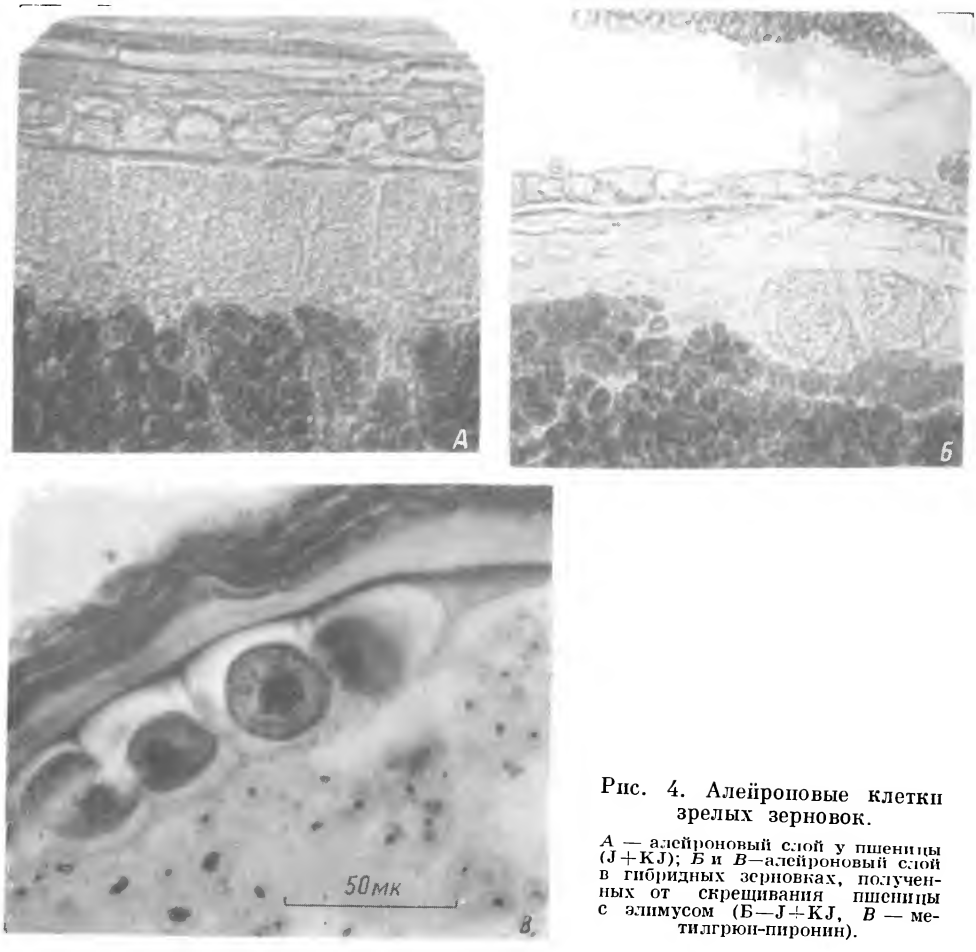


Рис. 4. Алейроновые клетки зрелых зерновок.

А — алейроновый слой у пшеницы (J+KJ); *Б* и *В*—алейроновый слой в гибридных зерновках, полученных от скрещивания пшеницы с элимусом (Б—J+KJ, *В* — метилгрюн-пиронин).



Рис. 5. Нарушения в дифференциации щитка у зрелых гибридных зародышей.

А — срез зародыша, у которого сформировалась только часть щитка вокруг «колеоптильного» проваскулярного пучка; нижняя часть щитка (против колеоризы) не сформировалась (гематоксилин); *Б* — тот же щиток зародыша при большем увеличении; видна эпидермальная ткань.

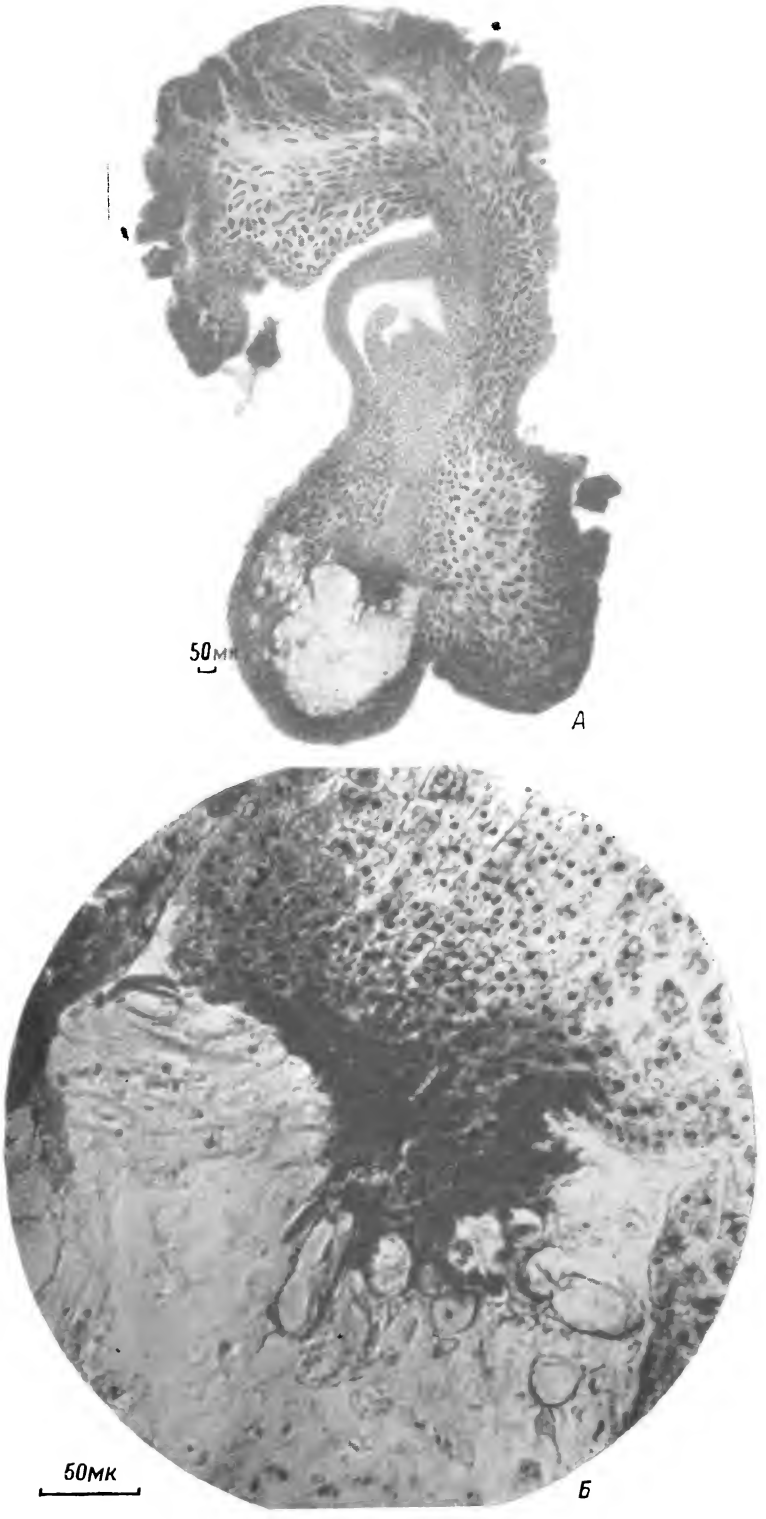


Рис. 6. Нарушение дифференциации одной ткани в гибридном зародыше из зрелой зерновки.

А — общий вид зародыша с локальным нарушением строения кончика зародышевого корешка, в частности ткани корневого чехлика (гематоксилин); *Б* — ткань «корневого чехлика» при большем увеличении. Дифференцировалась ткань с крупными длинными клетками, которые, разрастаясь, смяли меристему в кончике корешка.

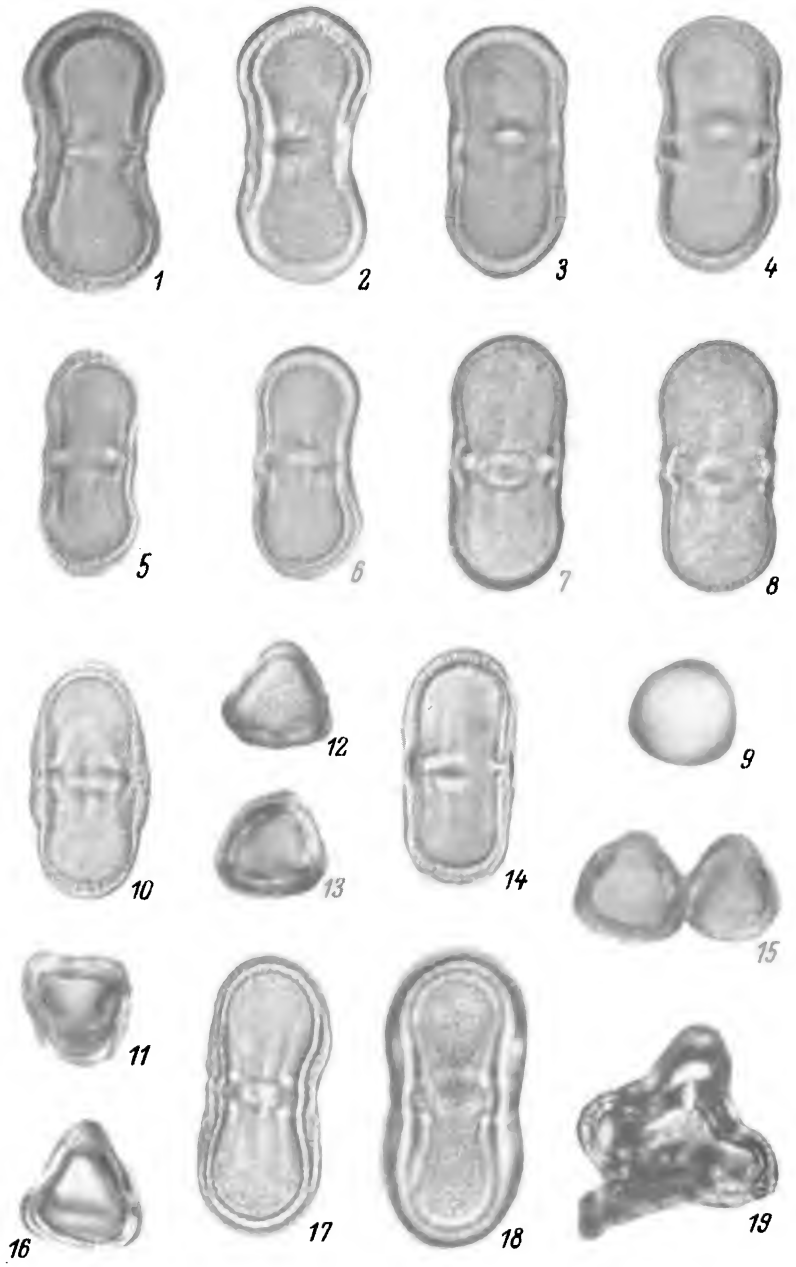


Таблица I

Пыльцевые зерна *Grammosciadium* DC.

1, 2 — G. macrodon Boiss., *3, 4 — G. cornutum* (Nabel.) C. C Townsend, *5, 6 — G. scabridum* Boiss., *7—9 — G. scabridum* Boiss. (спиртовая обработка), *10, 11 — G. pterocarpum* Boiss., *12—15 — G. daucoides* DC., *16—18 — G. platycarpum* Boiss. et Hausskn., *19 — G. pterocarpum* Boiss. (деформированное зерно).

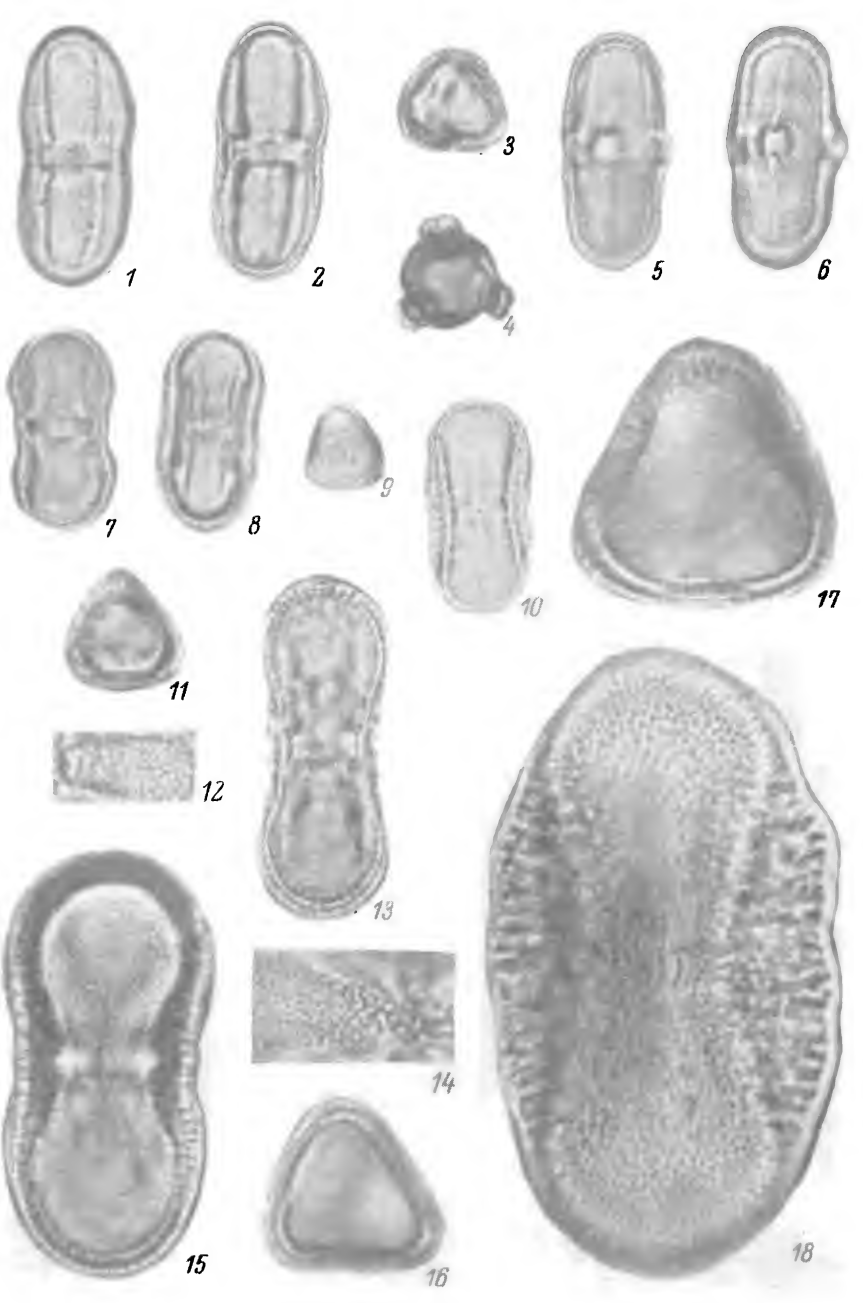
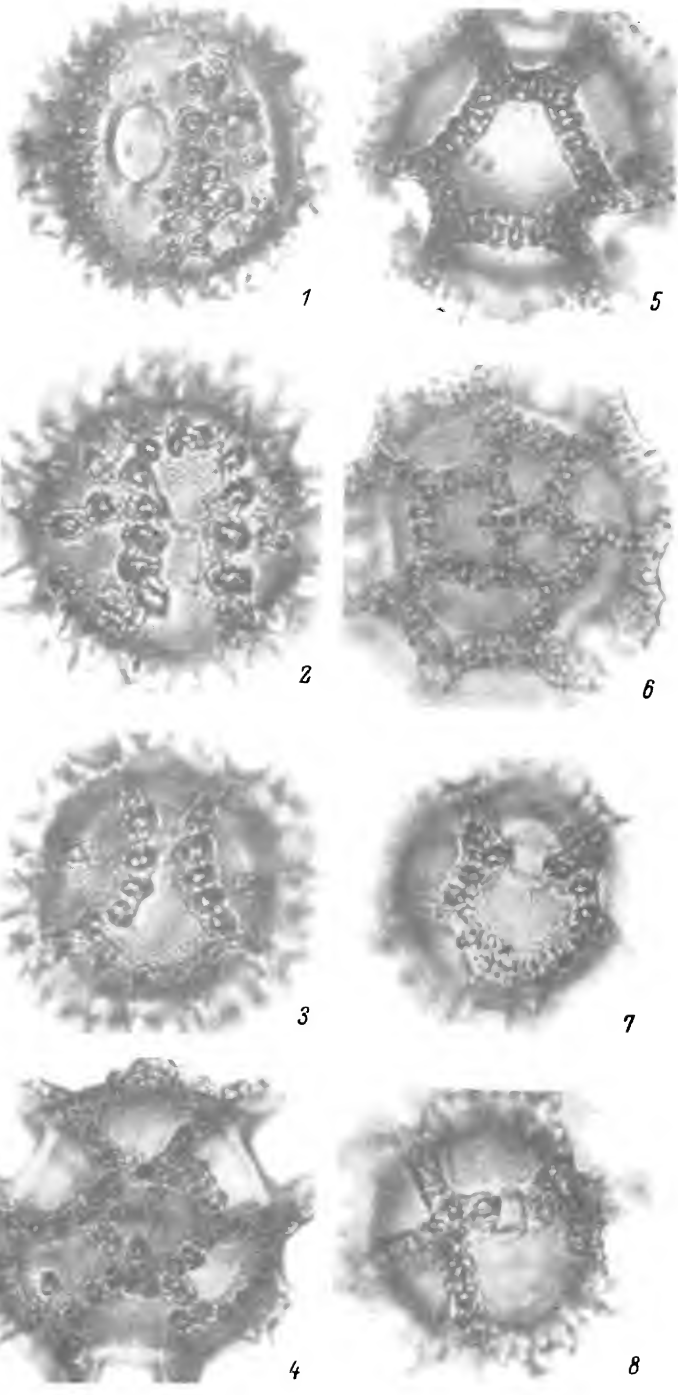


Таблица II

Пыльцевые зерна некоторых видов зонтичных.

1—3 — *Oenanthe aquatica* (L.) Poir., *4—6* — *Ferula caspica* M. B., *7* — *Chaerophyllum macrospermum* (Willd.) Fisch. et Mey., *8, 9* — *Falcaria sioides* (Wib.) Aschers., *10* — *Torilis arvensis* (Huds.) Link, *11—13* — *Myrrhis odorata* (L.) Scop., *14—16* — *Caucalis lappula* (Web.) Grande, *17, 18* — *Lisaea heterocarpa* (DC.) Boiss.



Таблица

Пыльцевые зерна. (Увел. 1000).

Адрес редакции: Ленинград, П-22, ул. Попова, д. 2
Всесоюзное ботаническое общество. Редакция «Ботанического журнала»

Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *О. И. Иващенкова, А. Х. Салтанаева*

Сдано в набор 13 IV 1971 г. Подписано к печати 30/VI 1971 г. Формат бумаги 70×108$^1/_{16}$.
Печ. л. 8$^1/_2$ + 3 вкл. ($^3/_8$ печ. л.) = 12.42 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 13.92. Тип. зак. 223.
М-27438. Тираж 2540.

1-я тип. издательства «Наука». 199034, Ленинград, 9 линия, д. 12

1 р. 50 к.

Индекс
70056